Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	29	163–205	München, 29. 12. 1989

Die Raubtierfauna (Carnivora, Mamm.) der untermiozänen Spaltenfüllung von Erkertshofen 2 bei Eichstätt/Bayern

Von CLAUDIA H. ROTH*)

Mit 15 Abbildungen und 3 Tabellen

Kurzfassung

Die Raubtierfauna von Erkertshofen 2 wird beschrieben und mit Faunen ähnlichen Alters verglichen. Bei der Fundstelle handelt es sich um eine untermiozäne Spaltenfüllung des Weißjura der schwäbisch-fränkischen Alb bei Eichstätt/Bayern. Die stratigraphische Einstufung der Fundstelle von ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986) mit Hilfe der Kleinsäuger konnte bestätigt werden. Die Kleinsäuger, wie auch die Carnivoren weisen auf eine Zugehörigkeit in das Säugetierniveau MN 4b hin. Eine Gleichaltrigkeit mit Baigneaux und Vieux-Collonges ist also anzunehmen. Die Carnivorenfauna weist nur eine geringe Anzahl von kleinen Arten auf, wie *Semigenetta elegans, Palaeogale hyaenoides.* Die Marder sind prozentual stark vertreten mit *Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus, I. (H.) florancei* und cf. *Martes munki.* cf. *Pseudaelurus turnauensis* ist als Vertreter der Katzen und *Hemicyon stehlini* als Vertreter der Bären überliefert. Zahlreiche Amphicyoniden sind ebenfalls im Material enthalten: *Cynelos* cf. *helbingi, Cynelos schlosseri* und *Pseudarctos „socialis“.*

Neben der stratigraphischen Einstufung der Fauna, wurde auch der Versuch unternommen, die Fauna ökologisch einzuordnen. Dies erfolgte z. T. durch die Anforderungen, die die einzelnen Säugetierarten an den Biotop stellen (Körperbau, Analogieschlüsse aus anderen Fundstellen), zum anderen durch sogenannte Cenogramme nach VALVERDE (1964). Für letztere müssen zunächst die Lebendgewichte jeder einzelnen Säugetierart ermittelt werden, die dann der Größe nach geordnet in ein x-y-Diagramm eingetragen werden. Jede Fauna der rezenten Biotope zeichnet sich durch einen charakteristischen Kurvenverlauf aus, der sich auch in fossilen Faunen dokumentiert. Für Erkertshofen 2 ergibt sich daraus ein Landschaftstyp, vergleichbar mit der heutigen Trockensavanne Afrikas.

Abstract

The carnivore fauna of Erkertshofen 2 is described and compared with faunas of equivalent age. The fossil site is a fissure filling of Lower Miocene age in an Upper Jurassic (Malm) limestone of the schwäbisch-fränkische Alb, near Eichstätt/Bavaria. ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986) dated the fossil site by means of micromammals as MN 4b. The carnivores confirm this stage,

*) Dr. C. H. ROTH, Johannes-Gutenberg-Universität, Institut für Geowissenschaften, Paläontologie, Saarstraße 21, D-6500 Mainz 1.

i. e. like Baigneaux and Vieux-Collonges. The site yielded only a few species of small carnivores like *Semigenetta elegans* and *Palaeogale hyaenoides.* With *Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus, I. (Hoplictis) florancei* and cf. *Martes munki* the martens are represented abundantly. cf. *Pseudaelurus turnauensis* from the cat-family and *Hemicyon stehlini* from the bears are to be found. Three amphicyonids, *C.* cf. *helbingi, C. schlosseri* and *Pseudarctos "socialis"* can slos be reported.

Besides a stratigraphical and ecological classification was developed for this fauna. This was achieved by the evaluation of the demands the individual species impose on a biotope (i. e. morphology, analoga from other localities) and by the evaluation of cenograms after VALVERDE (1964). These cenograms are achieved by plotting the body weight of each species in a x-y-diagram. All recent faunas show a very characteristic curve for a well defined biotope. This can be applied as well to fossil faunas. Erkertshofen 2 corresponds to a recent dry savanna type biotope for instance in Africa.

Resumé

Nous décrivons la faune des carnassiers d'Erkertshofen 2, localité du miocène inférieur, et nous la comparons aux Faunes d'un âge analogue. Cette localité est située non loin de Eichstätt en Bavière. En 1986 ZIEGLER et FAHLBUSCH ont déterminé l'âge stratigraphique de cette localité étudiant les petits mammifères. Ceux-ci ainsi que les carnivores sont à ranger au niveau MN 4 b. On peut donc supposer une analogie d'âge avec Baigneaux et Vieux-Collonges. La faune des carnivores n'a qu'une petite quantité de petits carnassiers, tels que *Semigenetta elegans* et *Palaeogale hyaenoides.* Le pourcentage des martres est assez important: *Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus, I. (Hoplictis) florancei* et cf. *Martes munki.* Cf. *Pseudaelurus turnauensis* est le représentant du genre des chats et *Hemicyon stehlini* est le représentant du genre des ours. Notre matériel comprend également de nombreux amphicyonides, tels que *C.* cf. *helbingi, C. schlosseri* et *Pseudarctos "socialis"*.

Outre la détermination de l'âge de cette faune, nous avons également entrepris une classification écologique. Nous nous sommes basés sur les différentes biotopes dans lesquels se trouvent les différentes espèces de mammifères (morphologie, conclusions analogues tirées d'autres localités) ainsi que sur ce qu'on appelle des cénogrammes. Pour procéder à ces cénogrammes il faut d'abord rechercher le poid vivant de chaque espèce de mammifère. Ces poids sont ensuite inscrits dans un diagramme x—y dans l'ordre de leur importance. Toute faune appartenant à des biotopes récents se caractérise par une courbe typique qui se retrouve aussi chez les faunes fossiles. On peut donc conclure que Erkertshofen 2 est un biotope comparable à la savane africaine sèche telle qu'elle est d'aujourd'hui.

Inhalt

1. Einleitung

1.1 Allgemeine Anmerkungen

Die Carnivorenfauna von Erkertshofen 2 wurde zusammen mit der Fauna von Petersbuch 2 im Rahmen einer Dissertation bearbeitet. Da es sich um zwei unabhängige Faunen handelt, habe ich mich dazu entschlossen, sie unter Berücksichtigung ihres Umfangs getrennt zu publizieren. Die Veröffentlichung der weitaus arten- und individuenreicheren Fauna von Petersbuch 2 ist in Vorbereitung und soll in Kürze folgen.

1.2 Ziele und Aufgabenstellung

Ziel der Untersuchungen war es, die Raubtierfauna der Spaltenfüllung von Erkertshofen 2 (Abb. 1) taxonomisch zu erfassen und mit Faunen ähnlichen Alters zu vergleichen. Die stratigraphische Einstufung der Fundstelle von Ziegler & Fahlbusch (1986: Abb. 31) erfolgte anhand der Kleinsäuger in das MN-Niveau 4b nach Mein (Mein 1975). Die Raubtierfauna soll dies nach Möglichkeit bestätigen. In Verbindung damit stellt sich die Frage nach der Faunenänderung innerhalb der entsprechenden Niveaus, sowie die nach möglichen Einwanderer-Formen im Gegensatz zu bodenständigen Entwicklungen. Weiterhin sollte ein Größenvergleich der einzelnen fossilen Arten mit rezenten Spezies der Ordnung Carnivora anhand der Gebisse vorgenommen werden, um damit ein Größen- und Gewichtspektrum der gesamten Carnivorenfauna zu erhalten. Legendre & Roth (1988) erarbeiteten eine Methode zur Ermittlung von Lebendgewichten bei rezenten Carnivoren, die auch auf fossile anwendbar ist und hier in Verbindung mit der Fauna von Erkertshofen 2 nur kurz angesprochen werden soll.

1.3 Die Fundstelle Erkertshofen 2

Bei Erkertshofen 2 handelt es sich um untermiozäne (burdigale) Spaltenfüllung im Weißjura. Die Fundstelle befindet sich im Steinbruch der Firma Niefnecker, südlich der Straße Erkertshofen—Petersbuch (Abb. 1). Das erste Material wurde am 8.10.1974 geborgen und liegt mit der Inventar-Nr. 1974 XIV in der Staatssammlung München.

Erkertshofen 2 bestand 1974/75 aus einem an der Bruchsohle aufgeschlossenen Spaltensystem am Kreuzungspunkt zweier Spaltenzüge. Die Hauptspalte, die die Hauptmenge an Fossilien lieferte, streicht mit ca. 35° NNE und teilt sich an der Kreuzungsstelle auf. Die Fossilien befanden sich vor allem im östlichen Spaltenast. Die mit ca. 120° ESE streichende Querspalte enthielt nur wenig Fossilien. Beide Spalten werden bis zu 80 cm breit (Heissig 1978: 252).

Die Hauptspalte enthielt gelbbraunen Lehm mit Manganflecken; das Sediment war nur stellenweise etwas rötlich verfärbt. In diesen Partien, vor allem in der östlichen Teilspalte fanden sich die größeren und vollständigsten Fossilien. Die Querspalte zeigt bevorzugt eine dunkler getönte Füllung mit stärkerem Rotanteil, enthielt jedoch kaum Fossilien. An sandiger Materialkomponente mangelte es in beiden Spalten. Verkieselungsrückstände sind häufig, eine Schichtung nicht feststellbar (Heissig 1978: 252).

Die überlieferte Carnivoren-Fauna besteht überwiegend aus großwüchsigen Arten *(Hemicyon, Cynelos, Ischyrictis, M. munki).* Zur Bearbeitung standen mir folgende Arten zur Verfügung: *Hemicyon stehlini, Hemicyon* sp., *Cynelos* cf. *helbingi, Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus, I. (Hoplictis), florancei, Martes* cf. *munki, Palaeogale hyaenoides, Semigenetta elegans* und cf. *Pseudaelurus turnauensis.*



Abb. 1: Lageskizze der miozänen Fundstellen Erkertshofen 2, Petersbuch 2 und Wintershof-West.

Eine teilweise Bearbeitung der Fauna (Kleinsäuger) erfolgte durch Ziegler & Fahlbusch (1986). Die Lage der Fundstelle Erkertshofen 2 (Blatt 7033 Titting r 4441980 h 5427110) ist auf Abb. 1 dargestellt.

1.4 Meßverfahren und Meßstrecken

Gemessen wurden die Objekte mit Hilfe eines WILD-Zoom-Binokulars, wobei eines der Okkulare mit einer Meßskala von 10 mm ausgestattet war, die eine Unterteilung bis zu 0,1 mm aufwies. Bei größeren Objekten oder Meßstrecken wurde eine Schieblehre benutzt.

Bei den Meßstrecken der Zähne handelt es sich in der Regel um größte Länge × größte Breite × Höhe. Die größte Länge des M_1 wurde stets buccal genommen, wobei der erste Wert die Gesamtlänge, die beiden folgenden, in Klammern stehenden Maßangaben, für Trigonid- und Talonid-Längen stehen. Die größte Breite wurde im Trigonid rechtwinklig zur Länge gemessen.

Die Abkürzung (Alv.) kennzeichnet Meßstrecken, die an den Alveolen genommen wurden. Ein Kreuz (+) hinter einer Maßangabe bedeutet, daß diese aufgrund von Defekten oder Usur (Höhe) nicht genau feststellbar war und in jedem Fall höher einzustufen ist als der gegebene Wert. Bei den oberen Molaren wurden die Maße von okklusal genommen, mit der größten Länge, die meist am Außenrand besteht. Als Breitenmaß ist stets der größtmögliche Wert angegeben. Bei den Prämolaren gilt: größte Länge × größte Breite × Höhe.

1.5 Abkürzungen und Aufbewahrungsorte

Folgende Abkürzungen wurden verwendet:

NHMB = Naturhistorisches Museum Basel
MNHNP = Musée National d'Histoire Naturelle Paris
FSL = Faculté des Sciences de la Terre, Université de Lyon
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Die mit folgenden Nummern versehenen Vergleichsmaterialien bedeuten:

1937 II   Fundstelle Wintershof-West (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie)

1974 XIV   Fundstelle Erkertshofen 2 (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie)

Alle weiteren Fundorte sind hinter den jeweiligen Einzelstücken vermerkt.

1.6 Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde mir von meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler übertragen, wofür ich ihm zu besonderem Dank verpflichtet bin. Er war mir während der Bearbeitung der Carnivorenfauna mit seinem profunden Wissen der miozänen Carnivoren in Fragen der Taxonomie und Systematik ein stets hilfreicher Diskussionspartner. Herrn Prof. Dr. emer. H. Tobien/Mainz danke ich sehr herzlich für die Durchsicht des Manuskriptes. Er stellte mir außerdem seine umfangreiche private Bibliothek zur Verfügung und war mir eine wertvolle Hilfe bei der Suche nach Literatur. Mein lieber Kollge S. Legendre/Montpellier war während seines Aufenthaltes in Mainz jederzeit bereit, Fragen der Ökologie mit mir zu diskutieren.

Bedanken möchte ich mich auch bei den Herren Prof. Dr. V. Fahlbusch und Prof. Dr. K. Heissig, beide München, die mir die Bearbeitung des Materials der Bayerischen Staatssammlung ermöglichten. Auch möchte ich Herrn Prof. Dr. L. Ginsburg/Paris und Herrn Dr. P. Mein/Lyon dafür meinen Dank aussprechen, daß ich das Carnivoren-Material aus Sansan und Bézian in Paris, sowie das von Vieux-Collonges in Lyon studieren durfte.

Weiterhin danke ich Frau M. Mehlis für die Übersetzung des Resumé und Herrn Dipl.-Geol. S. A. Oppermann für die Korrektur des Abstracts.

2. Die Carnivoren-Fauna

(Taxonomische Beschreibung)

2.1 Caniformia Kretzoi 1945

2.1.1 Unterordnung Caniformia Kretzoi

Tedford (1976: Tab. 1) bestätigt in seiner Arbeit die von Kretzoi aufgestellte Gliederung der Carnivora in zwei Unterordnungen: Caniformia Kretzoi 1945 und Feliformia Kretzoi 1945. Die Caniformia zeichnen sich durch eine einkammerige Bulla und den Besitz des M 3/3 aus. Hierzu zählt Tedford (1976: Tab. 1) die Cynoidea Flower 1869 und die Arctoidea Flower 1869.

2.1.2 Familie Ursidae Gray 1825
Unterfamilie Hemicyoninae Frick 1926
Hemicyon Lartet 1851
Hemicyon stehlini Hürzeler 1944
(Abb. 2)

1965 *Hemicyon stehlini* Hürzeler 1944 – Kuss, über *Cynelos rugosidens vireti* n. ssp. und *Hemicyon stehlini* Hürzeler 1944 ..., S. 235–240, Abb. 14–20.

?1982 *Hemicyon stehlini* HÜRZELER 1944 – GINSBURG & BULOT, Les carnivores du miocène de Bézian près de la Romieu ..., S. 59, Taf. 1 Fig. 7, 8.

1987 *Hemicyon stehlini* HÜRZELER 1944 – ROTH, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 22, Abb. 1.

Diagnose

Mittelgroße Art des Genus *Hemicyon* LARTET. M_1-Länge ± 27 mm. P_3–P_4 – soweit bekannt – noch mit hinterem Nebenzacken. Vorderkante von M_1 weniger geneigt und basalwärts ausladender als bei *H. sansaniensis;* Spitzen von Meta- und Paraconid in etwa gleicher Höhe; ebenso die Talonidhügel meist gleich hoch. M_2 so breit wie M_1. M^2 gerundet-querrechteckig mit schwachem oder fehlendem Metaconulus (KUSS 1965a).

Typus

Unterkiefer-Fragment sin., P_4–M_2 und Alv. P_3, M_3 (Nr. 969 der Coll. BOURGEOIS). Original im Krieg verloren; Abguß im Museum Basel. STEHLIN & HELBING 1925: Abb. 7a–c; HÜRZELER 1944: Abb. 10–12.

Typuslokalität Pontlevoy (Loir-et-Cher)/Frankreich

Material und Maße

M^1 dex. (1974 XVI 1038), Abb. 2; ROTH 1987: Abb. 1.
Breite 22,9 mm
Länge 16,75 mm in Höhe der Außenspitzen
Länge 15,65 mm im lingualen Kronenteil
Höhe 8,9 mm

Beschreibung

Auffällig an diesem Molaren ist die Drehung der Zahnkrone um ihre Breiten-Achse, so daß der Bereich des Paracons und der distalen lingualen Ecke hochgewölbt in Erscheinung tritt. Die stärkste Spitze des Zahnes bildet der Paracon, gefolgt vom Metacon, der jedoch bereits deutlich in seiner Größe zurückbleibt. Der Protocon differenziert sich nicht mehr als Spitze, sondern ist in einen bogig verlaufenden Schmelzgrat integriert, der in den vorderen und hinteren Zahnrand übergeht. Der gesamte Zahn zeigt deutliche Schmelzrunzelung und wird von einem kräftigen Cingulum umgeben, das sich lingual, besonders im hinteren Bereich, zu einem halbkreisförmigen Basalwulst erhebt. Lediglich auf dem hinteren Teil dieses Schmelzgrates – etwa lingual des Metacons – befindet sich eine kleine Erhebung.

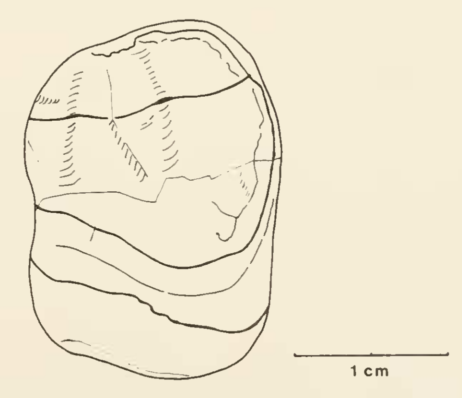


Abb. 2: *Hemicyon stehlini* HÜRZELER 1944, M^1 dex. (1974 XVI 1038, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; Okklusal-Ansicht.

Vergleich

Der von Dehm (1950: 36, Abb. 60) unter der Bezeichnung *Hemicyon* n. sp. 1 abgebildete M^1 stimmt in Größe und Morphologie sehr gut mit dem Erkertshofener Molaren überein. Lediglich die Verdrehung der Zahnkrone um die Breitenachse ist nicht festzustellen. Um Verwirrungen zu vermeiden, muß hier noch ergänzt werden, daß Dehm den Molaren als M^2 beschrieb. Sowohl Kuss (1965a: 240) als auch ich sind jedoch der Meinung, daß es sich mit ziemlicher Sicherheit um einen M^1 handeln muß.

Dehm wollte den Wintershofer *Hemicyon* aufgrund der Unterschiede in der vorderen M_1-Hälfte nicht mit „*Harpaleocyon* cfr. *aurelianensis* (Frick)" aus Burgdorf vereinen, doch diese Differenzen sind nach Kuss (1965a: 239) nur wenig gravierend. Zu diesem Ergebnis kam schon Ginsburg (1955), denn er erstellte für den oben erwähnten „*Harpaleocyon* cfr. *aurelianensis* (Frick)" und *Hemicyon* nov. sp. 1 (Dehm) die neue Art *huerzeleri* n. sp. innerhalb der Gattung *Phoberocyon* gen. nov. (1955: 89). Bei Kuss (1965a: 235) erscheint *Phoberocyon huerzeleri* in der Synonymieliste von *Hemicyon stehlini* Hürzeler 1944.

Bei der Spezies-Zuordnung der Oberkieferbezahnung gibt es gewisse Schwierigkeiten, da nur wenig Material bisher bekannt ist. Lediglich ein M^1 aus Stätzling, den Hürzeler (1944: Abb. 7a als M^2) abbildet und auf den Frick (1926: 53) die Art *stätzlingi* gründet, die wiederum Ginsburg (1955: 93) zu *Plithocyon* stellt und Kuss zu *H. stehlini*, läßt Übereinstimmungen mit dem M^1 von Wintershof-West und Erkertshofen 2 erkennen. Kuss stellt auch den von Dehm abgebildeten M^2 (eigentlich ein M^1, so. o.) zu *stehlini*. So sollte auch der Molar von Erkertshofen 2 nach dem bisherigen Kenntnisstand der oberen Bezahnung zu *stehlini* gerechnet werden.

Zu dieser Spezies gehört wohl auch der von Helbing (1928: Fig. 5) und Hürzeler (1944: Fig. 9) abgebildete P^4 aus Georgensgmünd.

Fundorte

Pontlevoy, Baigneaux, Bézian, Wintershof-West, Erkertshofen 2, Sansan, Stätzling, Georgensgmünd ?, Burgdorf.

Hemicyonide sp.
(Abb. 3)

1987 *Hemicyonide* sp. – Roth, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 13, Abb. 2.

Material und Maße

M^1-Bruchstück (lingualer Kronenteil mit ? Protocon und Cingulum) (1974 XIV 1039), Abb. 3, Roth 1987: Abb. 2.

11.4×12.7 mm

Beschreibung

Der Zahnschmelz läßt eine deutliche Runzelung erkennen. Vom nur mäßig hohen ?Protocon zweigen im stumpfen Winkel die beiden Grate ab. Das linguale Cingulum ist flach und extrem breit. Lingual des Protocons spaltet sich vom Cingulum ein kleiner Grat ab, der in buccaler Richtung verläuft.

Aufgrund des dicht an den Protocon heranreichenden Cingulums kann man lediglich feststellen, daß das Molaren-Bruchstück nicht *Amphicyon* oder *Cynelos* zugeordnet werden kann. Die Gattung *Thaumastocyon* scheidet als Zuordnungsmöglichkeit ebenfalls aus, da sowohl *bourgeoisi* (Stehlin & Helbing 1925: Abb. 6) als auch *T. dirus* (Ginsburg, Morales & Soria 1981: 6A, 6B) einen deutlich schmaleren lingualen Kronenteil aufweisen. Eine gewisse Über-

einstimmung ergibt sich mit den Molaren von *Hemicyon*, so daß ich das Bruchstück unter Vorbehalt den Hemicyoniden zuordnen möchte. Möglicherweise handelt es sich um ein M^1-Bruchstück von *H. stehlini.*

Fundort Erkertshofen 2.



Abb. 3: Hemicyonide sp. (1974 XVI 1039, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; Okklusal-Ansicht.

2.1.3 Familie Amphicyonidae Trouessart 1885

Die Amphicyoniden wurden früher phylogenetisch-taxonomisch entweder den Caniden (Dehm 1950, Ginsburg 1961, Kuss 1965b) oder den Ursiden (Hough 1948, Ginsburg 1966, Schmidt-Kittler 1976) als Unterfamilie zugeordnet. Sie zeigen Merkmale, die teils an Caniden erinnern (Frontale und Prämaxillare des Facialschädels haben keinen Kontakt, Heizmann 1973: 12; Munddach, Olsen 1958: 161), teils an Ursiden (Schädelbasis, Hough 1948: 108; s. a. Springhorn 1977: 34). In diesem Mosaik von Merkmalen gibt es zur Zeit kein Schlüsselkriterium, das eines der beiden Zuordnungsmöglichkeiten ausschließt. Deshalb ist die Aufwertung der Amphicyoniden zur eigenen, selbständigen Familie gerechtfertigt. Ich folge in diesem Sinne Springhorn (1977: 34), der seinerseits diesen Vorschlag von de Bonis (1969) aufgriff. Für die amerikanischen Amphicyoniden wurde die taxonomische Änderung ebenfalls bereits von Hunt (1974) übernommen.

Unterfamilie Amphicyoninae Trouessart 1885

Cynelos Jourdan 1862

Cynelos cf. *helbingi* (Dehm 1950)

(Abb. 4)

1951 *Amphicyon helbingi* Dehm – Dehm, Fossile Raubtierzähne, S. 6, Abb. 2a–b (Diagramm).

1965 *Cynelos lemanensis helbingi* (Dehm 1950) – Kuss, Revision der europ. Amphicyoniden..., S. 57, Abb. 31–41.

1981 *Cynelos helbingi* (Dehm 1950) – Ginsburg, Huin & Locher, Les Carnivores du Mioc. inf. des Beilleaux..., S. 184, Abb. 1a–c.

1987 *Cynelos* cf. *helbingi* – Roth, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 22, Abb. 13.

Diagnose

s. Dehm 1950: 23

Typus

Unterkiefer-Fragment dex., M_{1-3} (wenig angekaut) (Staatsslg. München, 1937 II 12293) – Dehm 1950: Abb. 18.

Typuslokalität Wintershof-West/BRD

Material und Maße

M^2-Bruchstück sin. (1974 XIV 1040), Abb. 4, Roth 1987: Abb. 13.
12,5× — — mm

Beschreibung

Das M^2-Bruchstück paßt gut zu den von Dehm beschriebenen Exemplaren (s. a. Kuss 1965b: Abb. 37–39). Die Höhendifferenz seiner Außenspitzen ist merklich geringer als am M^1, die Schmelzrunzelung kräftig.

Vergleich

Wie bereits Dehm (1950: 28) feststellte, bestehen enge verwandtschaftliche Beziehungen zu *Cynelos lemanensis* aus St.-Gerand-le-Puy. Doch sind die Größenschwankungen dieser Spezies nicht so groß. Bei *helbingi* zeigen sich Längendifferenzen des M_1 von 19,8 bis 27,1 (23,4 ± 16%) und des M_2 von 12,7 bis 17,7 (15,2 ± 17%). Dehm legt bei seiner Bearbeitung zwar den Schwerpunkt auf den übereinstimmenden Bau der Zähne, doch kommen ihm trotzdem Zweifel, ob man Größenschwankungen von ± 17% in einer Art zusammenfassen sollte (Dehm 1950: 25). Die Kriterien der Abgrenzung werden zwar von Kuss (1965b: 59) anerkannt, doch möchte er *lemanensis* und *helbingi* in ein engeres verwandtschaftliches Verhältnis setzen, indem er *helbingi* zur Unterart von *lemanensis* degradiert. Ich stimme zwar Kuss in dem Punkt zu, daß sich *Cynelos helbingi* aus der aquitanen Form *lemanensis* entwickelt hat, doch sollte er aufgrund der von Dehm ausführlich beschriebenen Merkmale (1950: 23–28) und Unterschiede (1950: 28) zu *lemanensis* auf artlichem Niveau abgetrennt bleiben.

Ginsburg, Huin & Locher (1981: 184, Abb. 1) melden einen M_1 aus Beilleaux, der etwas graziler als die Wintershofer Molaren erscheint. Doch aufgrund der enormen Variabilität dieser Art spricht nichts gegen eine Zugehörigkeit dieses Zahnes zu *Cynelos helbingi*.

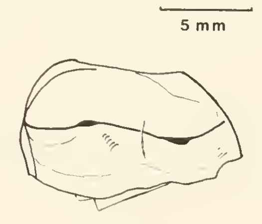


Abb. 4: cf. *Cynelos helbingi* (Dehm 1950), M^2 dex. (1974 XVI 1040, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; Okklusal-Ansicht.

Bemerkungen

In einem wesentlichen Punkt möchte ich Kuss (1965b) zustimmen. Er bezweifelt die Eigenständigkeit des von Dehm (1950: 28) beschriebenen *A. acutidens* und wertet die „Differenzen" zu *helbingi* als Varianten, was bereits Dehm vermutete. Diese äußern sich in einer „besonderen Zuschärfung des Gebisses", im Längenverhältnis des M^1:M^2 und M_2:M_1 (1950: 28). So gibt die offensichtliche Variationsbreite des *C. helbingi* Anlaß dazu, auch diese beiden Merkmale als Varianten zu werten, zumal es sich bei der Längenrelation des M_2:M_1 um eine atavistische Erscheinung handelt, die, wie Kuss bemerkt, fast bei allen progressiveren Amphicyoniden immer wieder einmal durchbrechen (1965b: 60).

Fundorte

Wintershof-West, Petersbuch 2, Erkertshofen 2, Beilleaux.

2.1.4 Familie Mustelidae Swainson 1835
Unterfamilie Mustelinae Gill 1872
Ischyrictis Helbing 1930

Die Gattung *Ischyrictis* wurde 1930 von Helbing für *Viverra zibethoides* de Blainville aufgestellt. 1933 gründete Viret auf ein Oberkiefer-Bruchstück (P^3-M^1) aus la Grive-Saint-Alban die neue Gattung *Laphyctis* mit der Spezies-Bezeichnung *mustelinus*. Seiner Meinung nach zeigt das Material von *zibethoides* größere Ähnlichkeiten mit *Gulo* und *Mellivora* (Viret 1933: 19), weshalb er für *mustelinus* eine neue Gattung aufstellt.

Helbing (1936) beschreibt einen Unterkiefer von Steinheim unter der Spezies-Bezeichnung *mustelinus*. Dabei dokumentiert er zwar die Übereinstimmungen mit der von ihm selbst errichteten Gattung *Ischyrictis* nicht konsequent in einer Synonymie-Liste, stellt aber *Laphyctis* als Untergattung zu *Ischyrictis*, eine Maßnahme, die Viret (1951) akzeptierte. Dehm (1950) beschreibt zwei neue Arten der Gattung *Laphyctis* aus der burdigalen Fundstelle Wintershof-West bei Eichstätt: *L. vorax* und *L. comitans*. Diese unterschieden sich unter anderen Merkmalen im Fehlen des P_1. Der Vollständigkeit halber soll an dieser Stelle noch erwähnt werden, daß Ginsburg 1961 eine dritte Untergattung – *Hoplictis* – mit der Typus-Art *florancei* gründet, die felinoide Merkmale aufweist (s. u.).

Crusafont-Pairo wollte in seiner 1972 erschienenen Arbeit die Zusammenhänge und Abstammung der zahlreichen Arten (1972: Fig. 1) von *Ischyrictis* klären. Er stellte dabei die Typusart *Laphyctis mustelinus* Viret zur Untergattung *Ischyrictis*. Dies ist zwar prinzipiell möglich, wenn er der Meinung ist, daß die unterschiedlichen Merkmale für eine eigene Untergattung nicht ausreichen, doch darf er den Namen *Laphyctis* nicht Arten zuordnen, die andere Merkmale zeigen als sie der ursprünglich als Typusart von *Laphyctis* beschriebene *mustelinus* aufweist. Er trennte nämlich die beiden Wintershofer *Ischyrictis* mit der Untergattung *Laphyctis* von allen anderen Arten dieser Gattung ab, um deren Sonderstellung im Fehlen des P_1 deutlich zu machen. Dies ist nomenklatorisch nicht zulässig. Es müßte, um diese „Sonderstellung" konsequent zu dokumentieren, für die beiden burdigalen Spezies eine neue Untergattung geschaffen werden (s. a. Heizmann 1973: 77).

Untergattung *Laphyctis* Viret 1933
Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus Viret 1933
(Abb. 5)

1933 *Laphyctis mustelinus* n. gen. n. sp. – Viret, Contrib. à l'Etude des Carnassiers ..., S. 18, Abb. 5, Taf. 1, Fig. 3–9

1939 *Laphictis mustelina* – Pia, Ein riesiger Honigdachs aus dem Unterpliozän..., S. 555, Fig. 6c.

1941 *Laphyctis mustelinus* Viret – Villata & Crusafont, Noticia preliminar sobre la fauna de carnivoros del Mioceno... Valles-Penedes, S. 205, 207.

1944 *Laphyctis mustelinus* Viret – Villata & Crusafont, Vertebra dos del Mioceno del Vallés-Panadés, S. 214–227.

1958 *Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus* Viret 1933 – Mein, Faune fossile Vieux-Collonges, S. 38.

1963 *Ischyrictis mustelinus* (Viret) – Petter, Contribution ... Mustelid. Bassin neog. Valles Penedes ... Calatayud-Teruel, S. 16, Taf. 1 Fig. 13; Fig. 1, 2, Abb. 2.

1972 *Ischyrictis (I.) mustelinus* VIRET – CRUSAFONT-PAIRO, Les *Ischyrictis* de la transition Vindob. Valles., S. 256ff., Fig. 1.

1973 *Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus* VIRET, 1933 – HEIZMANN, Carnivoren des Steinheimer Beckens, S. 75, Abb. 28, 29.

1979 *Ischirictys mustelinus* (VIRET 1933) – CRUSAFONT-PAIRO, Nova ... *Ischyrictis mustelinus* (VIRET 1933), S. 17, Taf. 1.

1987 *Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus* VIRET 1933 – ROTH, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 96, Abb. 77.

Diagnose

s. Beschreibung VIRET 1933: 19ff.

Typus Oberkiefer-Bruchstück dex., P^3–M^1.
Maße: P^3 10,0 × 5,0
P^4 15,0 × 10,0
M^1 8,0 a., 9,2 i. × 15,4

Typuslokalität La Grive-Saint-Alban/Frankreich

Material und Maße

Unterkiefer-Bruchstück von Erkertshofen 2 mit M_1 (1974 XIV 1031) und P_4 (Spitze und lingualer Kronenteil abgebrochen); Abb. 5, ROTH 1987: Abb. 77.

M_2 Alv. 4,8 × 3,5
M_1 15,2 (10,3, 4,9) × 6,5 × 7,6
P_4 11,1 × 5,2 × – –
P_3 Alv. 8,2
M_2–P_3 40 mm
M_1–P_4 25 mm
Unterkieferhöhe unterhalb M_1 16,9 mm
unterhalb P_4 15,8 mm

Beschreibung

Der Unterkiefer (Abb. 5a, b) ist kräftig und läuft nach vorne leicht keilförmig zu. Seine Innenseite erscheint nahezu plan und die Außenseite läßt erst im unteren Drittel eine gewisse Konvexität erkennen. Die Foramina mentalia befinden sich unterhalb der hinteren Wurzel von P_3 und in der Mitte von P_2. Die M_2-Alveole liegt etwas erhöht im Unterkieferast. Sie ist vorne deutlich breiter als hinten und zeigt eine leichte Einschnürung in der Mitte, wodurch sich ein birnenförmiger Umriß ergibt. Unterhalb, unmittelbar hinter dem M_2 beginnt die Masseter-Grube. Auffallend ist die merklich kleinere vordere Wurzel des P_3. Im Bereich der Prämolaren ist kein Diastema ausgebildet.

Der M_1 (Abb. 5a, b) muß als relativ flachkronig angesehen werden, wobei das Paraconid geringfügig höher als das Metaconid erscheint. Letzteres wurde eng an das Protoconid angegliedert, wodurch es das Merkmal einer eigenständigen Spitze nahezu verliert (Abb. 5c). Sein Abstand zum Paraconid ist relativ groß. Von der Protoconid-Spitze ausgehend zieht ein kräftiger Grat weit nach distal in Richtung Talonid. Er verflacht im Basisbereich stark, so daß das Trigonid sehr langgestreckt erscheint. Ein zweiter Grat verläuft in Richtung Metaconid, wo er sich mit dem winzigen buccalen Grat der Innenspitze verbindet. Die Merkmale des Talonids sind wegen des beschädigten Zahnschmelzes nicht mehr festzustellen. Aber durch ein kleines Relikt an der Basis ist sein Umriß noch gut abzuschätzen. Es scheint geringfügig schmaler gewesen zu sein als das Trigonid. Das Talonid/Trigonid-Verhältnis beträgt 4,9/10,8 mm, was einen Index von 0,46 ergibt. Über den P_4 ist wenig zu sagen, da die Spitze abgebrochen und der Lingualteil

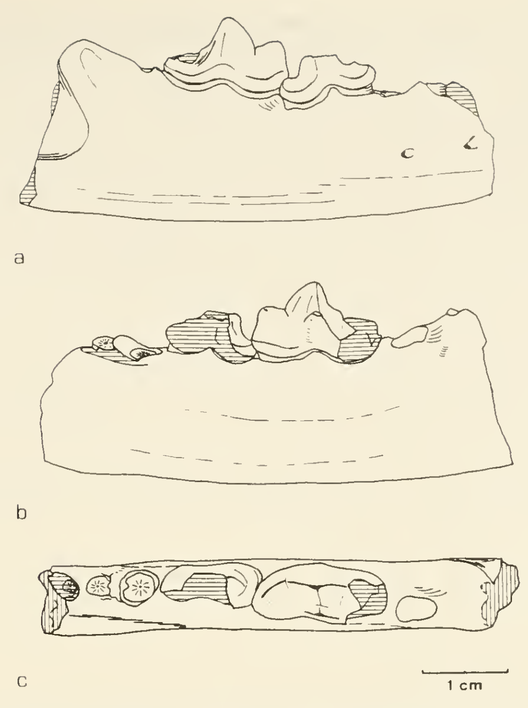


Abb. 5: *Ischyrictis (Laphyctis) mustelinus* VIRET 1933, Unterkiefer-Bruchstück dex., P_4–M_1 (1974 XVI 1031, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; a. buccal, b. lingual, c. okklusal.

stark beschädigt ist. Der hintere Kronenteil scheint etwas vergrößert, so daß eine kleine Talonidähnliche Struktur entsteht. Der vordere Basalwulst scheint ebenfalls kräftig gewesen zu sein. Die Nebenspitze der hinteren Schneide zeigt eine rundliche Basis.

Vergleich

Die nahe Verwandtschaft von *I. (L.) mustelinus* und *I. (I.) zibethoides* ist im Zusammenhang mit der Einstufung des Unterkiefers von Erkertshofen 2 zu diskutieren. Das Längen-/Breitendiagramm des unteren Reißzahnes zeigt, daß der Erkertshofener Unterkiefer zwar noch als ein extrem kleines Individuum von *zibethoides* angesprochen werden könnte, folgende Indizien aber eher für die Zugehörigkeit zu *mustelinus* sprechen:

Beim Unterkiefer von Erkertshofen 2 sind nur zwei F. mentalia ausgebildet, wohingegen bei *I. (I.) zibethoides* von Sansan in der Regel mindestens 3, bei Sa 376 (MNHNP) sogar 4 Foramina auftreten. Dabei befindet sich eines davon mit großer Regelmäßigkeit (6 von 8, bei Sa 377 durch Verkrustung nicht erkennbar) unterhalb des Diastemas zwischen P_2 und P_3. An dieser Stelle befindet sich, wie bereits in der obigen Beschreibung erwähnt, keines der beiden Foramina des Erkertshofener Unterkiefers. Außerdem ist auch bei letzterem von einer Lücke zwischen P_2 und P_3 nichts festzustellen – genausowenig wie von einem Diastema zwischen P_3 und P_4. Statt dessen liegen die Wurzelalveolen sehr dicht zusammen. *I. (I.) zibethoides* schwankt in seiner Diastema-Länge P_2/ P_3 zwischen den beiden Extremen 0,9 und 4,5, die Unterkiefer-Höhe zwischen 19,0 und 27,0 mm, *I. (L.) mustelinus* von Erkertshofen mißt 16,5 mm. Weiterhin zeigt der P_4 nur eine schwache Nebenspitze (vgl. auch GINSBURG 1961: 97). Setzt man die Längen von P_4 zu M_1 ins Verhältnis, ergibt sich ein Index zwischen 0,63 und 0,70 für *I. (I.) zi-*

bethoides, für *I. (L.) mustelinus* von Erkertshofen dagegen 0,73. Ähnliche Verhältnisse zeigen sich bei *I. mustelinus* von Bretxa de Can Mata (Crusafont 1979) mit 0,73 und aus den Hostalets de Pierola (Petter 1963: Taf. 2; Villata & Crusafont 1944: 226) 0,71, 0,72. Der von Helbing (1936) unter der Bezeichnung *Ischyrictis (Laphyctis ?) mustelinus* beschriebene Unterkiefer von Steinheim (Nr. 4850, SMNS) erreicht dagegen einen Wert von 0,63.

Doch das für mich maßgebliche Argument für eine Zuordnung zu *mustelinus* bildet der Talonid/Trigonid-Index. Für *I. zibethoides* (Sansan) lassen sich folgende Indices errechnen: 0,32, 0,33, 0,37, 0,34, 0,39, 0,43, 0,37, 0,40, 0,34, was einen Durchschnitt von 0,36 ergibt. Mein (1958: 37) kommt für die Fundstelle Vieux-Collonges auf ähnliche Werte (0,33 – 0,34 – 0,34 – 0,41). Für *I. mustelinus* soll nach seiner Aussage ein Index von 0,48 gelten. Aus den Maßen der Erkertshofener Mandibel errechnet sich ein Wert von 0,47.

Das oben erwähnte Stück aus den Hostalets (Petter 1963: Taf. 2) scheint bei gleicher Länge etwas breiter zu sein. Die Mandibel zeigt jedoch einen sehr ähnlichen P_4, speziell in der Ausbildung des Nebenhöckers bezüglich Höhe und Stärke. In diesem Zusammenhang muß ebenfalls

	M_1-L. Trig.Tal.	M_1-Br. Trig.Tal.	P_4 LxBr.	P_3 L.x Br.	M_1-M_2	P_4-M_1	P_1-P_4	Unterk.-Höhe M_1	P_4	L.Diast. P_2/P_3	L.M_2 Alv.	Tal/Trig. Index	P_4/M_1 Index
Sa 381	12.5/4.0	7.2/5.6	11.2x5.4	9.2x4.6	22.0	26.0	(34.5)	19.5	19.5	3.1	4.5	0.32	0.68
Sa 375	12.9/4.3	7.2/6.8	12.0x5.9	10.2x4.7	22.5	28.0	34.0	23.3	22.0	2.9	5.0	0.33	0.70
Sa 376	12.7/4.8	7.4/6.8	12.3x6.2	Alv.10.0	(23.0)	28.5	35.0	23.0	21.0	2.5	5.5	0.38	0.70
Sa 380	12.4/4.2	6.7/6.2	11.2x5.5	9.7x4.5	---	27.0	(33.5)	19.0	18.1	2.0	---	0.34	0.67
Sa 377	14.0/¯5.5	7.7/6.6	12.3x6.0	10.0x5.2	(24.5)	(29.0)	---	26.0	24.0	¯2.0	3.1	0.39	0.63
Sa 392	12.9/5.6	7.7/6.5	12.7x6.1	10.0x5.0	22.0	28.5	34.0+	24.9	23.2	0.9!	5.8x6.2	0.43	0.68
Sa 379	---/5.0	7.2/7.0	11.7x6.2	9.7x4.5	----	¯28.5	----	¯27	¯24	¯2.5	---	0.37	0.63
Sa 382	---/¯5.0	7.0/6.0	--- x5.9	----	29.0	----	----	21	21	---	---	0.40	---
Sa 373	---/¯4.0	6.7/5.6	10.8x5.4	----	25.0	----	----	----	---	---	---	0.34	0.69
Sa 374	---/4.0	6.5/5.9	---	----	¯22.0	----	----	----	---	---	¯4.0	0.34	---
Sa 383	----	---	11.6+x6.2	10.2x5.1	----	----	----	----	24.2	1.7	---	---	---
Sa 378	ges.16.2	---	11.8x5.9	9.6x4.6	22.0	27.0	37.5	21.0	22.5	4.5!	4.3	---	---
Nr.4850	---/5.0	6.0	10x5.4	8.3x4.9	?	?	?	17.2	?	?	?	0.46	0.63
Erkerts.	10.3/4.9	6.5/--	11.1x5.2	(8.2)	20.3	(25.2)	----	16.9	15.8	nein	4.8	0.47	0.73
Bretxa Can	ges.16.0	?	?	?	?	?	?	18.5	?	?			
Mata I	ges.17.0	?	?	?	?	?	?	17.0					

Tab. 1: Größenvergleich einiger Unterkiefer mit Bezahnung von *I. zibethoides* (Sansan) und *mustelinus* (Steinheim – Nr. 4850, Erkertshofen 2, Can Mata)

noch einmal auf den Fund von Can Mata verwiesen werden (Crusafont 1979: Taf. 1, Fig. 1), der sich auch durch eine kräftige Nebenspitze des P_4 auszeichnet.

Bemerkungen

Der von Helbing 1936 (Abb. 6a–c) abgebildete Steinheimer Unterkiefer (N.-S. Stuttgart, Nr. 4850) ist, wie er selbst angibt, im Original von Fraas 1870 (Taf. 1, Fig. 15) als *Lutra (Potamotherium) dubia* Blv. beschrieben worden. Des weiteren hat er den gleichen Fund von Schlosser 1887 angezweifelt und unter Vorbehalt zu *Amphicyon zibethoides* gestellt. Dietrich (1927: 333) führt ihn unter der Bezeichnung *Mustela zibethoides.* Mein (1958: 37) nimmt die von Fraas und Schlosser genannten Spezies in seine Synonymie-Liste von *I. zibethoides* auf (Fraas 1870: Taf. 1, Fig. 15, non Fig. 18), spart aber Dietrich und Helbing (1936: Fig. 6a–c) aus, obwohl es sich um dasselbe Stück der Fraas'schen Arbeit handelt. Dagegen nimmt er die restlichen unter *I. (L.?) mustelinus* beschriebenen *postcranialen* Fossilien und einen P^3 (Helbing 1936: Taf. 4, Fig. 1–17) in seine Liste von *mustelinus* auf (Abb. 20 gibt es in Helbings Arbeit nicht). Nachdem ich das Material von *I. zibethoides* der Fundstelle Sansan am Musée Nationale d'Histoire Naturelle Paris gesehen habe, sind mir doch leichte Zweifel gekommen, ob man Nr. 4850 von Steinheim bei *I. mustelinus* belassen soll. Dem Exemplar kommt zweifellos ein intermediärer Status zu, doch scheint er mir im Gesamthabitus besser zu *zibethoides* zu passen.

Fundorte

La Grive, Steinheim, Hostalets de Pierola, Vieux-Collonges, San Quirico (Valles), Can Mata, Undorf/Regensburg, Erkertshofen 2.

Ischyrictis (L.) cf. *mustelinus* Viret 1933
(Abb. 6)

Material und Maße

Oberkiefer-Bruchstück, P^4 (innere Hälfte der Innenspitze abgebrochen), Alv. M^1, (1974 XIV 1034); Abb. 6, Roth 1987: Abb. 78.

Länge außen 14,4 mm

Breite vorn 14,7 ++ mm

Beschreibung und Vergleich

Die Reißzahn-Klinge ist stark usiert; eine Kerbe scheint nicht vorhanden gewesen zu sein. Das Parastyl ist sehr klein und der vordere Kronenrand stark eingebuchtet, so daß eine kräftige Innenspitze des Zahnes anzunehmen ist. Dies wird von der Form und dem Verlauf des dazugehörigen Wurzelrestes bestätigt. Auch die Alveolen des M^1, eine rundliche äußere und eine im oberen Bereich abgebrochene innere lassen eine Einordnung in die Gruppe der Großmarder zweifelsohne zu. In der Größe paßt das Oberkiefer-Bruchstück sehr gut zu *mustelinus,* der in diesem stratigraphischen Niveau auch zu erwarten ist.

Untergattung *Hoplictis* Ginsburg 1961

Ginsburg (1961: 99) gründet seine Untergattung auf ein fehlendes Metaconid im unteren Reißzahn, was dem Musteliden felinoide Züge verleiht.

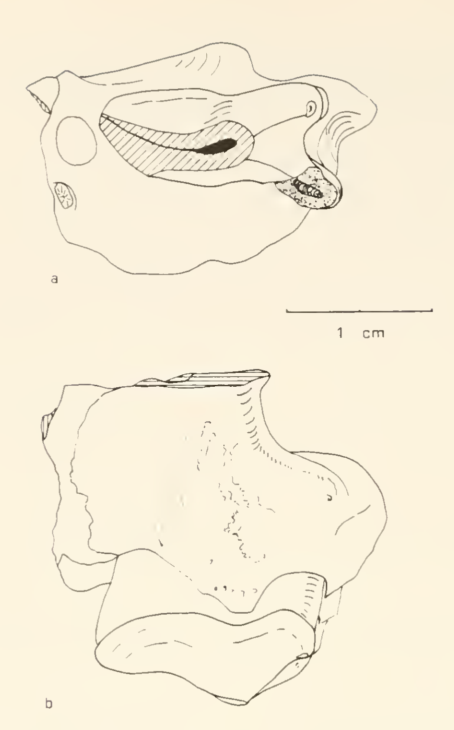


Abb. 6: *Ischyrictis (Laphyctis)* cf. *mustelinus* VIRET 1933, Oberkiefer-Bruchstück dex., P^4 (1974 XVI 1034, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; a. okklusal, b. buccal.

Ischyrictis (Hoplictis) florancei (MAYET 1908)
(Abb. 7)

*v 1908 *Trochictis zibethoides* mut. *florancei* – MAYET, Mammif. mioc. des Sables de l'Orleanais ... faluns de la Touraine, S. 307, Taf. 12 fig. 13, 14.

1961 *Ischyrictis (Hoplictis) florancei* – GINSBURG, Carniv. mioc. de Sansan, S. 99/100.

1972 *Ischyrictis (H.) florancei* (MAYET) – CRUSAFONT-PAIRO, Les Ischyrictis ... Vindobonien ... Vallesien, S. 257, Fig. 1.

1987 *Ischyrictis (Hoplictis) florancei* (MAYET) – ROTH, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 103, Abb. 79.

Diagnose

s. Beschreibung MAYET (1908: 307)

Typus

Unterkiefer sin. mit M_1–P_4, C, Alv. P_1–P_3, Alv. M_2.
(= *Trochictis zibethoides* mut. *florancei* – MAYET 1908: Taf. 12, Fig. 13, 14).
Maße: M_1 Länge 17,2 (MAYET 1908, 17 mm)
P_4 Länge 10,4 (MAYET 1908, 10 mm)

Typuslokalität Thenay/Frankreich

Material und Maße

Unterkiefer dex., P_4-M_2, Erkertshofen 2 (1974 XIV 1032); Abb. 7, Roth 1987: Abb. 79.

M_2 6,5 × 5,8 × 3,5 mm

M_1 15,5 (11,5/4,0) × 7,0, 5,6 × 8,2 mm

P_4 10,3 × 5,2 × 7,2 mm

P_4-M_2 Alv. 29,5, Krone 30,0 mm

M_1-M_2 20,0 mm

P_4-M_1 24,2 mm

Unterkiefer-Höhe unterhalb M_2 22,5 mm

M_1 18,5 mm

P_4 18,5 mm

Beschreibung

Im Verhältnis zu den Zähnen ist der Unterkiefer (Abb. 7) sehr hoch und massiv. Seine Innenseite ist im Bereich der Molaren leicht konkav, die Außenseite in den oberen 2/3 nahezu plan, wird dann aber im letzten Drittel stark konvex. Die sehr tiefe Massetergrube beginnt bereits unterhalb von M_2. Das hintere F. mentale befindet sich in der Verlängerung der distalen Wurzel von P_3. Auf der Innenseite der Mandibel ist an der Bruchstelle der im Unterkiefer verlaufende Can. mandibularis angeschnitten. Sein größter Durchmesser beträgt in Höhe der F. mentalia 5,1 mm. Die Zähne stehen dicht zusammen, wobei M_1 und P_4 eine deutliche Kulissen-Stellung aufweisen.

Der etwas schräg im Unterkiefer eingepflanzte M_2 läßt einen dreieckigen Wurzelquerschnitt erkennen, was ebenfalls – wenn auch in stark verminderter Form – in der Zahnkrone zum Ausdruck kommt. Dabei zeigen jeweils eine „Spitze" nach vorne und hinten, die dritte nach lingual. Die Okklusionsebene des relativ flachen Reliefs fällt deutlich zur Zungenseite hin ein; dadurch ist in Aufsicht auf die Kaufläche die Außenwand der Zahnkrone sichtbar. Die einzigen beiden morphologischen Erhebungen sind eine Innen- und eine Außenspitze, die einander gegenüberliegen. Dabei ist das „Talonid" kaum länger als das „Trigonid". Der Außenrand der hinteren Hälfte bildet keinen morphologischen Grat, sondern er verflacht in distaler Richtung und ist lingual nicht mehr zu sehen.

Kennzeichnend für den M_1 ist das fehlende Metaconid, worauf Ginsburg (1961: 100) die Untergattung *Hoplictis* gründete. Statt der Innenspitze wurde nur ein kräftiger, vom Protoconid ausgehender Grat gebildet, der sich nach lingual in den Talonid-Innenrand fortsetzt. Das kurze und nach lingual abfallende Talonid besitzt als einzige Erhebung ein Hypoconid, welches in den hinteren Talonidrand und dann in das Innencingulum übergeht. Es liegt nicht am buccalen Außenrand, sondern leicht zur Talonid-Mitte hin verschoben und erscheint durch einen Wulst, der sich weit bis ins Talonid hinein ausdehnt, sehr massiv. Äußerst kräftig ist bei *I. (H.) florancei* das Basalcingulum ausgebildet – am stärksten an der Talonid-Außenseite und unterhalb der Para-Protoconid-Klinge. Der P_4 schiebt sich kulissenartig vor den M_1 und zeigt an der hinteren Schneide eine rundliche Nebenspitze in 2/3 der Höhe. Der Basalbereich der vorderen Schneide zeigt ebenfalls eine winzige Spitze, die in den Vorderrand der Zahnkrone übergeht. In Okklusal-Ansicht ist der hintere Kronenteil deutlich breiter.

Vergleich

Zur Untergattung *Hoplictis* werden zur Zeit vier Arten gerechnet, *anatolicus* Schmidt-Kittler 1976 aus dem mittleren Vindobon von Çandir, *helbingi* Viret 1951 von La Grive (Serravall) und Sta. Maria de Barbera (oberes Vindobon), *necrophilus* (Pilgrim, 1932) von Bhilomar/Chinji (Chinji-Zone), *florancei* (Mayet, 1908) von Pontlevoy-Thenay (unteres Vindobon) und *noueli* (Mayet, 1908) aus der Fundstelle Artenay.

I. helbingi weist erheblich größere Dimensionen auf als der Erkertshofener *Hoplictis.* Der Unterkiefer von Sta.-Barbera ist im Verhältnis zum M_1 sehr viel höher als bei den anderen Arten. Setzt man die zur Verfügung stehenden Daten ins Verhältnis, so ergeben sich für alle Arten Indices über 1,0, für *helbingi* dagegen 0,87. Ein weiterer Grund für das Ausscheiden aus dem Vergleich ist sein deutlicher Größenunterschied. *I. anatolicus* zeigt nach SCHMIDT-KITTLER (1976: Abb. 21 a) und Diagnose noch ein – wenn auch fast reduziertes – Metaconid. Er kann deshalb auch nicht zum näheren Vergleich herangezogen werden.

I. (H.) necrophilus ist zwar um 30% größer (PILGRIM 1932: 67, Taf. 3 Fig. 5), wirkt aber sehr viel graziler. Ursache ist wohl das fehlende Basalcingulum im Bereich der Paraconid-Klinge, sowie das unterschiedliche Längen-Breiten-Verhältnis am M_1.

Die Übereinstimmungen mit *florancei* sind, wie ich mich am Original von *Trochictis zibethoides* mut. *florancei* MAYET 1908 der Fundstelle Thenay (MNHNP, FP 205) überzeugen konnte, offensichtlich. Das Längen-/Breiten-Verhältnis von M_1 ist etwas unterschiedlich, so daß der von Thenay schlanker erscheint. Der Corpus ist bei *Hoplictis* von Erkertshofen deutlich höher, das Basalcingulum kräftiger. Dies alles trägt im Vergleich dazu bei, *I. (H.) florancei* von Erkertshofen 2 plumper und massiger aussehen zu lassen. Der P_4/M_1-Index, sowie die Längen M_2-P_4 und P_4-M_1 sind sich allerdings sehr ähnlich. Das hintere F. mentale liegt zwar in der Verlängerung der hinteren Wurzel von P_3 (Thenay P_3-Mitte), aber das kann durchaus mit individuellen Variationen erklärt werden. Ebenso unterschiedlich kräftig ausgebildet ist die

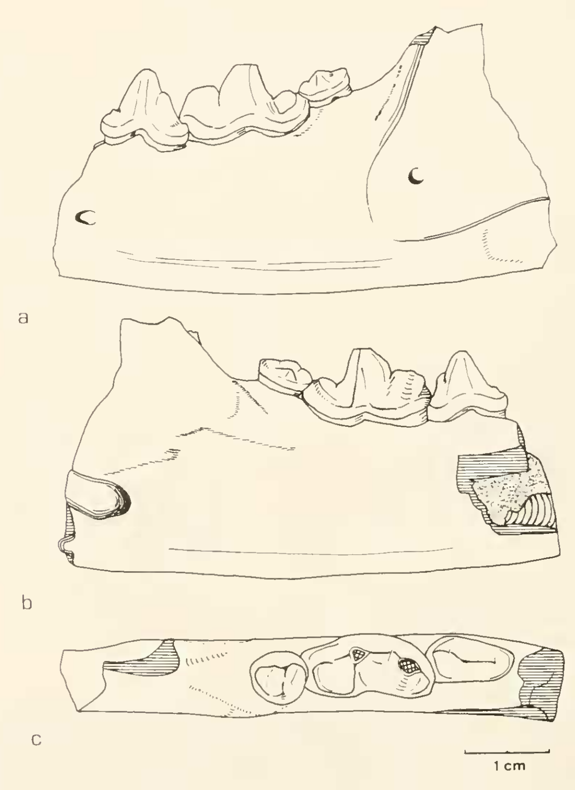


Abb. 7: *Ischyrictis (Hoplictis) florancei* (MAYET 1908), Unterkiefer-Bruchstück sin., P_4-M_2 (1974 XVI 1032, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; a. buccal, b. lingual, c. okklusal.

Nebenspitze des P_4. Als kleine Differenz wäre lediglich noch die Form der M_2-Alveole zu erwähnen, die, wie bereits oben angeführt, dreieckig ist, oder wie bei *florancei* von Thenay länglich-oval. Außer den kleinen Unterschieden paßt der Erkertshofener Unterkiefer in seiner Morphologie sehr gut zu *Ischyrictis (H.) florancei*. So zeigt die Massetergrube wieder weitgehende Übereinstimmungen, denn sie ist bei beiden Formen im oberen Bereich tief, im unteren geht sie flach, fast gleitend in die Crista condylica über.

Eine weitere ähnliche Spezies, *I. (Hoplicitis) noueli* (MAYET 1908) aus der Fundstelle Artenay zeigt einen massiveren Unterkiefer. Der P_4 des Typusexemplars ist abgebrochen, so daß man dessen Gestalt nicht mehr feststellen kann. Ebenfalls nicht mehr vorhanden ist das Protoconid des M_1. Unterschiede ergeben sich in der Länge des Talonids, das an die der Paraconid-Klinge heranreicht.

Von *I. (H.?) petteri* (CRUSAFONT 1972: Taf. 1, Fig. 2) liegt nur ein P^4 von Can Llobateres vor, so daß ein Vergleich nicht möglich ist. Einige Bemerkungen zur Phylogenetik finden sich in Kap. 3.2.

Fundorte

Thenay, Erkertshofen 2.

Martes PINEL 1872

cf. *Martes munki* ROGER 1900
(Abb. 8)

1888 *Martes* sp. – SCHLOSSER, Die Affen, Lemuren und Chiropteren..., Taf. 8, Fig. 28, 37.
* 1900 *Martes munki* ROGER – ROGER, Wirbeltierreste aus dem Dinotheriensande der Schwäbisch-bayer. Hochebene, Teil 3, S. 59, Taf. 3 Fig. 3
1925 *Martes munki* ROGER – STEHLIN & HELBING, Catalogue ossements ... Collection Bourgeois ... Pont-Levoy, S. 52, Fig. 11, 12.
1933 *Martes munki* ROGER – VIRET, Contrib. à l'étude des carnassiers ... Grive-Saint-Alban, S. 15, Fig. 4, Taf. 1 Fig. 10–13.
1941 *Martes munki* ROGER – VILLATA & CRUSAFONT, Noticia preliminar sobre la fauna de carnivoros del Mioceno continental del Valles Penedés, S. 205.
1943 *Mustela (Martes) munki* ROGER – VILLATA= & CRUSAFONT, Los vertebrados del Mioceno cont...., S. 208, Fig. 14, Taf. 3 Fig. 1–2.
1944 *Mustela (Martes) munki* ROGER – VILLATA & CRUSAFONT, Nuevos carnivoros del Vindoboniense de la Cuenca del Vallés-Panadés, S. 65
1951 *Martes munki* ROGER – VIRET, Catalog. critique ... miocènes de la Grive-Saint-Alban, S. 57, Taf. 2 Fig. 23.
v 1958 *Martes munki* ROGER – MEIN, Les mammif. de la faune sidérolith. du Vieux-Collonges, S. 44.
v 1974 *Martes munki* – DE BEAUMONT, Un nouveau mustelidè *M. burdigaliensis* ... Vieux-Collonges, S. 81–83.
v 1982 *Martes munki* ROGER – GINSBURG & BULOT, Les carnivores du miocène ... Bézian, S. 61, Taf. 2 Fig. 4a–d.
1987 Mustelide cf. *Martes munki* ROGER 1900 – ROTH, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 134, Abb. 94.

Diagnose

siehe Beschreibung ROGER 1900: 59.

Typus

Unterkiefer sin., P_2–M_1 – ROGER, Taf. 3 Fig. 3

Typuslokalität Häder

Material und Maße

Unterkieferbruchstück sin., P_2-P_4 (1974 XIV 1033); Abb. 8, Roth 1987: Abb. 94.

P_4 6,6×2,8×4,7

P_3 5,1×2,3×4,1

P_2 4,3×2,0×− −

P_2-P_4 18,3 mm

P_3-P_4 11,9 mm

Unterkieferhöhe unterhalb P_4 10,6 mm

Diastema zwischen P_2/P_3 (Krone) 2,1 mm

Beschreibung und Vergleich

Das Bruchstück (Abb. 8) besitzt einen hohen Unterkiefer. Die Foramina mentalia liegen unterhalb des P_3 und unterhalb der vorderen Wurzel des P_2. Die hintere Schneide des P_4 wird durch eine Nebenspitze unterbrochen, die 2/3 der Gesamt-Kronenhöhe erreicht. Sein vorderer Nachbar, P_3, steht etwas auf Lücke und besitzt keine Nebenspitze mehr. Der Unterrand der

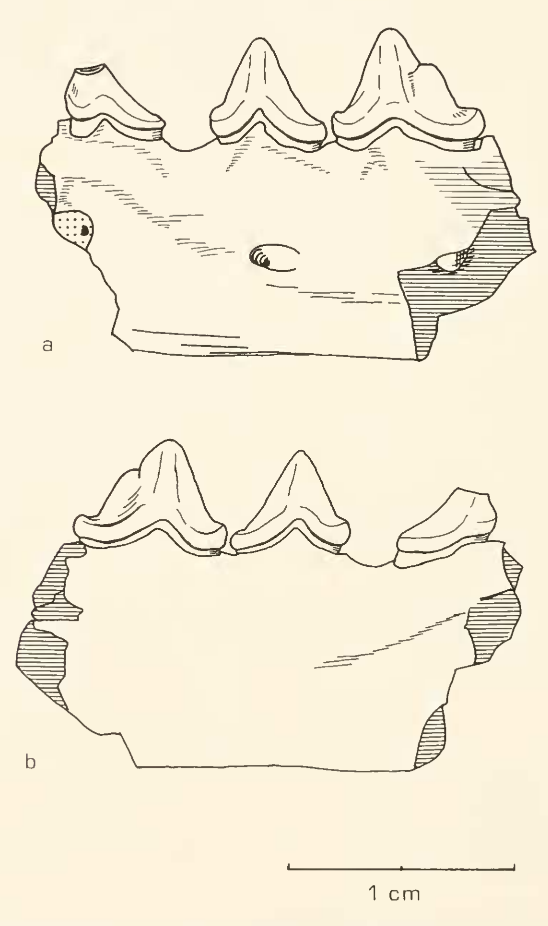


Abb. 8: cf. *Martes munki* Roger 1900, Unterkiefer-Bruchstück sin., P_2-P_4 (1974 XVI 1033, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; a. buccal, b. lingual.

Zahnkrone reicht zwischen den Wurzeln auf der Außen- und Innenseite relativ hoch hinauf. Zwischen P_2 und P_3 befindet sich zwischen den Kronen ein Diastema von 2,1 mm. Die Spitze des P_2 liegt oberhalb seiner vorderen Wurzel. Auch hier findet man den Einzug des unteren Kronenrandes zwischen den Wurzeln.

Das Merkmal der lockeren Anordnung der Prämolaren findet sich bei ähnlich alten Musteliden bei *Martes filholi* Depéret 1887 und bei *Martes munki* Roger 1900 aus La Grive. Nach der Größe der Prämolaren zu urteilen, paßt das Unterkiefer-Bruchstück besser zu *M. munki,* der die gleichen Einbuchtungen der Kronenbasis zwischen den Wurzeln aufweist (s. Viret 1951: Taf. 2 Fig. 23). Unterschiede bestehen in der Größe des Diastemas und in der Unterkieferhöhe, die aber innerartlicher Variabilität zugerechnet werden müssen (s. auch *I. (L.) mustelinus / I. zibethoides*, Tab. 1).

Fundorte

Häder, Pontlevoy, Vieux-Collonges, La Grive, San Quirico?, Bézian, Erkertshofen 2, Vermes*)

2.2 Feliformia Kretzoi 1945

2.2.1 Unterordnung Feliformia Kretzoi

Tedford (1976: Tab. 1) bestätigt in seiner Arbeit die von Kretzoi aufgestellte Gliederung der Carnivora in zwei Unterordnungen: Feliformia Kretzoi 1945 und Caniformia Kretzoi 1945. Die Feliformia zeichnen sich im Gegensatz zu den Caniformia durch eine doppelkammerige Bulla aus und besitzen zwei statt drei Molaren in Ober- und Unterkiefer. Zu den Feliformia werden die Feliden und Viverriden gerechnet.

2.2.2. Familia indet.
Palaeogale Meyer 1846

Die Gattung *Palaeogale* Meyer 1846 (= *Bunaelurus*), ist sowohl in Nordamerika als auch in Europa vertreten. Sie wurde früher den Musteliden zugeordnet, muß aber nach neueren Arbeiten (de Bonis 1981, Schmidt-Kittler 1981) nicht nur von dieser Familie, sondern sogar von den Arctoidea allgemein abgetrennt und zu den Feliformia im Sinne Tedfords (1976) gestellt werden. Obwohl die Bulla nicht zweikammerig ausgebildet ist, entspricht die Gehörregion insgesamt eher dem feliformen als dem arctoiden Typ (Schmidt-Kittler 1981: 786).

Palaeogale hyaenoides Dehm 1950
(Abb. 9)

1937 *Palaeogale* n. sp. aff. *minuta* (Gervais) – Dehm, Neue tertiäre Spaltenfüllungen..., S. 360
*v 1950 *Palaeogale hyaenoides* n. sp. – Dehm, Raubtiere aus dem Mittel-Miocän von Wintershof-West, S. 75, Abb. 142–151.
v 1951 *Palaeogale hyaenoides* Dehm-Dehm, Fossile Raubtierzähne, S. 18, Abb. 8.
v 1981 *Palaeogale hyaenoides* – de Bonis, Contr. à l' Étude du genre *Palaeogale* Meyer..., S. 12.
v 1987 *Palaeogale hyaenoides* – Roth, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2..., S. 146, Abb. 104–119.

---

*) Das Naturhistorische Museum Basel ist im Besitz eines oberen P^4 der Fundstelle Vermes, das wohl *Martes munki* zuzuordnen, meines Wissens jedoch nicht publiziert ist.

Diagnose

Palaeogale, ähnlich *P. minuta* (Gerv.), mit noch derberen Prämolaren, größer (Dehm 1950: 75).

Typus

„Unterkiefer dex. mit frischem P_2–M_2, vollständigen Fortsätzen und Alveole des Caninus (1937 II 13111), Abb. 142" (Dehm 1950: 75; Maße Tab. 16; 1951: Abb. 8).

Typuslokalität Wintershof-West/BRD

Material und Maße

M^1 sin. (1974 XIV 1035), Abb. 9.
2,7×5,2 mm

Beschreibung

Der obere M^1 (Abb. 9) ist durch einen dreieckigen Umriß gekennzeichnet. Die vordere Außenecke ist stark nach buccal ausgedehnt, wodurch der Außenrand stark konkav gebogen erscheint. Eine Parastyl-Spitze ist im Gegensatz zu der Petersbucher Form nicht zu erkennen. Der Hinter- und Vorderrand des Zahnes ist schwach konkav gebogen. Der Metacon bleibt in der Höhe hinter dem Paracon zurück. Beide Spitzen stehen dicht zusammen und ihre Schneiden werden durch eine Kerbe voneinander getrennt. Der weit lingual gelegene Protocon erhebt sich spitz aus dem stark verschmälerten Innenrand, wobei eine Trigonum-Begrenzung fehlt. Ein vorderes Cingulum ist deutlich zu erkennen.

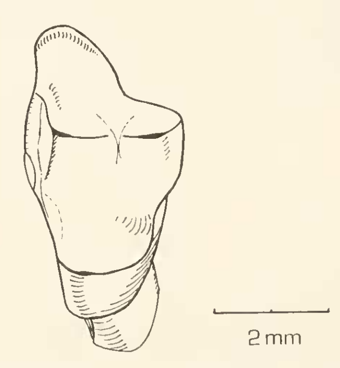


Abb. 9: *Palaeogale hyaenoides* Dehm 1950, M^1 sin. (1974 XVI 1032, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; Okklusal-Ansicht.

Vergleich

In einem Längen-/Breiten-Diagramm der oberen M^1 fällt der Molar von Erkertshofen 2 in den unteren Größenbereich von Petersbuch 2 und Wintershof-West (Roth 1987: Abb. 119a, Roth in Vorber.). Morphologische Unterschiede bestehen lediglich im Bereich des Parastyls, wo bei *P. hyaenoides* von Petersbuch und Wintershof-West eine deutliche Spitze ausgebildet sein kann. De Bonis (1983) liefert eine sehr umfassende Bearbeitung der Gattung *Palaeogale*, mit einem Versuch der „Stammbaum"-Rekonstruktion (s. Kap. 3.2).

Fundorte

Wintershof-West, Petersbuch 2, Erkertshofen 2, Chilleurs, Artenay.

2.2.3 Familie Viverridae Gray 1821
Semigenetta Helbing 1927
Semigenetta elegans Dehm 1950
(Abb. 10–11)

* 1930 *Semigenetta repelini* Helbing – Roman & Viret, Le miocène continental de l'Armagnac..., S. 589.

1937 *Semigenetta* n. sp. ? – Dehm, Neue tert. Spaltenfüll., S. 361.

1948 *Semigenetta repelini* Helbing – Richard, Contr. étude du bassin d'Aquitaine, S. 243.

v 1950 *Semigenetta ? elegans* n. sp. – Dehm, Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän von Wintershof-West, S. 117, Abb. 117–120.

v 1951 *Semigenetta elegans* Dehm – Dehm, Fossile Raubtierzähne.

1973 *Semigenetta elegans* Dehm – Heizmann, Die Carnivoren des Steinheimer Beckens, S. 68.

1976 *Semigenetta elegans* Dehm – Petter, Étude d'un nouvel ... Miocène d'Espagne, S. 146.

non 1981 *Semigenetta elegans* Dehm – Ginsburg, Huin & Locher, Les carnivores ... Beilleaux ..., S. 191, Abb. 7a–7b.

1987 *Semigenetta elegans* Dehm 1950 – Roth, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 166, Abb. 124–135.

Diagnose

Kleiner Viverride anscheinend der Gattung *Semigenetta* Helbing, aber kleiner, M_1-Talonid mit durch Einsenkungen schwach gegliedertem hinterem und innerem Rand; M_2 klein, noch vierhöckrig (Dehm 1950: 117).

Typus

Unterkiefer-Bruchstück, P_2–M_2, ohne Ramus mandibulae (Staatsslg. München 1937 II 13311), Dehm 1950: Abb. 221; Maße s. Dehm 1950: 117, Tab. 26.

Typuslokalität Wintershof-West/BRD

Material und Maße

M_1 sin. (1974 XIV 1036) ohne hint. Wurzel; Abb. 10, Roth 1987: Abb. 125. 8,8(6,4, 2,4)×3,8×6 mm

M_1-Talonid sin. (1974 XIV 1037); Abb. 11.
L. 2,1 mm

Beschreibung

Der M_1 (Abb. 10) ist durch ein hohes, schneidendes Trigonid ausgezeichnet, wobei die kleinste Spitze – das Metaconid – sich von einer breiten Basis schnell zuspitzt. Das merklich höhere Paraconid besitzt eine lange und scharf schneidende, buccale Schneide und einen kurzen lingualen Grat, der nicht mit dem Metaconid in Verbindung steht. Das Protoconid läßt einen steilen Hinterrand erkennen. Es zeigt weiterhin eine scharfe vordere Schneide und eine zweite, die sich in Richtung Innenspitze orientiert. Letztere ist etwas nach distal verlagert und in Außenansicht noch deutlich sichtbar. Das stark verschmälerte Talonid (Abb. 10, 11) ist grubig und verhältnismäßig kurz. Es zeigt ein klar vom Hinterrand abgetrenntes Hypoconid, wohingegen die distale Erhebung und das Entoconid etwas gleitender ineinander übergehen.

Vergleich

Ein Größenvergleich des Molaren mit denen der Fundstelle Petersbuch 2 und Wintershof-West ergibt, daß der Erkertshofener Fund in den oberen Bereich des M_1-Längen-Breiten-Diagramms von Heizmann (1973: Abb. 22) fällt. Der Gesamthabitus der Molaren von Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 scheint weniger grazil zu sein. Weiterhin hat die Paraconid-Schneide in ei-

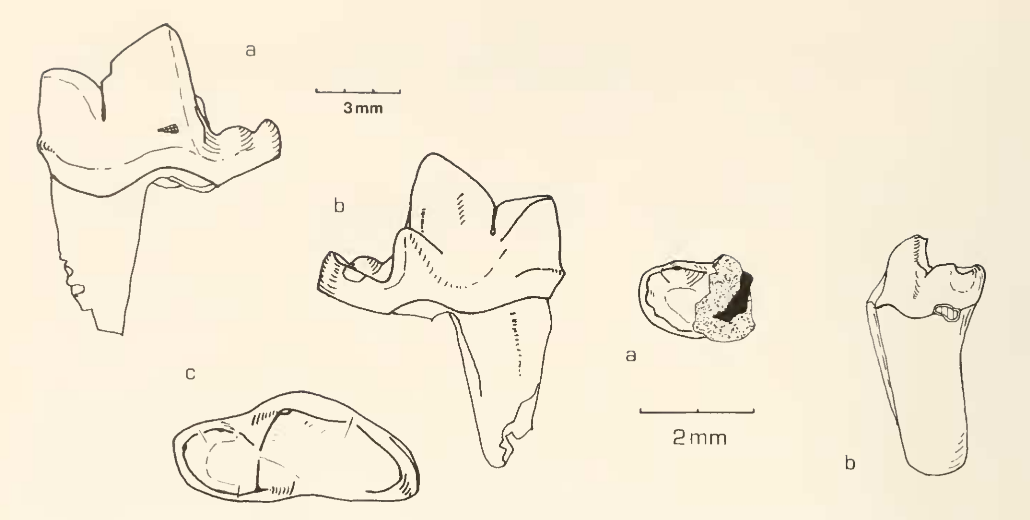


Abb. 10: *Semigenetta elegans* DEHM 1950, M_1 sin. (1974 XVI 1036, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; a. buccal, b. lingual, c. okklusal.

Abb. 11: *Semigenetta elegans* DEHM 1950, M_1-Talonid sin. (1974 XVI 1037, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; a. okklusal, b. buccal.

nem Fall einen fast waagerechten Verlauf (Wintershof), läßt aber bei den Vergleichsformen von Petersbuch und Erkertshofen ein deutliches Ansteigen zum Paraconid hin erkennen, was nur zum Teil durch die Usur bedingt wird. Klare Übereinstimmungen bei allen drei Fundstellen zeigen sich dagegen in der Gestalt des Metaconids und Talonids.

GINSBURG, HUIN & LOCHER (1981) melden einen unteren rechten M_1 aus Beilleaux-sur-Lathan, der zwar in der Größe zu *S. elegans* passen mag, meiner Meinung nach aber in seiner Morphologie einige Unterschiede zeigt (ROTH 1987: 171, Abb. 136, ROTH in Vorber.). Die augenfälligste Differenz ist das relativ große und für *Semigenetta* untypische, plumpe Metaconid. Obwohl abgekaut, erreicht es dieselbe Höhe wie das von *Semigenetta elegans*. Die Protoconid-Schneide erscheint mir in Abb. 7a (GINSBURG, HUIN & LOCHER 1981: Abb. 7a, b) etwas zu lang und flach, wovon ich mich am Abguß-Material in Paris überzeugen konnte. Weiterhin zeigte der Abguß ein breiteres Talonid, was in Abb. 7b in diesem Maße nicht zum Ausdruck kommt. So tendiere ich also eher dazu, „*Semigenetta elegans*" von Beilleaux nicht dieser Spezies zuzuordnen.

ROMAN & VIRET (1930: 589) stellen einen unteren M_1 aus Estrepuy zu *Semigenetta repelini* HELBING, der nach ihren Aussagen sehr gut mit dem Typus aus Captieux übereinstimmen soll (s. auch RICHARD 1948). Dagegen steht jedoch die Länge von 8 mm bei dem Molaren aus Estrepuy gegen 9,3 mm des Typus. Von der Größe her würde er eher zu *Semigenetta elegans* passen, was auch mit der stratigraphischen Einstufung (MN Zone 3) übereinstimmt (SAVAGE & RUSSELL 1983: 226). Über die Gültigkeit bzw. Ungültigkeit der Arten *repelini* und *mutata* hat sich HEIZMANN (1973) ausführlich geäußert. Einige Bemerkungen dazu finden sich in Kap. 3.2.

Semigenetta cadeoti ROMAN & VIRET von Lectoure/La Romieu mit einer M_1-Länge von 6 mm taucht nur namentlich bei DEHM (1950) und GINSBURG & BULOT (1982) in der Literatur auf (s. a. ROMAN & VIRET 1934: Taf. 2 Fig. 10) und gehört möglicherweise zur Gattung *Herpestes*.

Fundorte

Wintershof-West, Petersbuch 2, Erkertshofen 2, Solnhofen, Estrepuy, (Beilleaux ?).

2.2.4 Familie Felidae Gray 1821
Unterfamilie Felinae Trouessart 1885
Pseudaelurus Gervais 1848–1852

cf. *Pseudaelurus turnauensis* (Hoernes 1882)
(Abb. 12)

1949 *Pseudaelurus turnauensis* (R. Hoernes) 1882 – Thenius, Die Carnivoren von Göriach (Steiermark), S. 748.

v 1950 *Pseudaelurus transitorius* Depéret – Dehm, Raubtiere aus dem Mittel-Miozän von Wintershof-West, S. 122, Abb. 230–239.

1951 *Pseudaelurus (Schizailurus) turnauensis* Hoernes – Viret, catal. critique... faune mammif. miocène de la Grive Saint-Alban, S. 93, Taf. 4 Fig. 8–10.

v 1951 *Pseudaelurus transitorius* Depéret – Dehm, Fossile Raubtierzähne, S. 19, Abb. 13.

1952 *Pseudaelurus tournauensis* (Hoernes) – Crusafont Pairo, La presencia del Felido *Pseudaelurus tournauensis* ... Hostalets de Pierola y Sabadell, 97–109, Fig. 1, 2, Taf. 1.

1958 *Pseudaelurus turnauensis* (Hoernes) 1882 – Mein, Faune fossile de Vieux-Collonges, S. 55.

1960 *Pseudaelurus turnauensis* – Telles Antunes, Notes sur la géol. et la paléont. mioc. de Lisbonne, S. 7.

1973 *Pseudaelurus turnauensis* (Hoernes) 1882 – Heizmann, Carnivoren des Steinheimer Becken, S. 50ff.

1973 *Pseudaelurus (Schizailurus) turnauensis* (Hoernes), 1882 – Crusafont-Pairo & Ginsburg, Les carnassiers fossiles de Los Vallès de Fuentiduena (Ségovie, Espagne), S. 35ff

1976 *Pseudaelurus (Schizailurus) turnauensis* (Hoernes) – Petter, Étude d'un nouvel ensemble du petit carnivores miocène d'Espagne, S. 152, Taf. 11 Fig. 42.

1983 *Pseudaelurus transitorius* – Ginsburg, Sur les modalités d'evolution du genre néogène *Pseudaelurus*..., S. 132, Fig. 1–3 (Diagramm).

1987 *Pseudaelurus turnauensis* (Hoernes 1882) – Roth, Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 ..., S. 188, Abb. 142–148.

Material und Maße

P^4-Bruchstück sin. (1974 XIV 1041); Abb. 12.
erhaltene L. 14 mm
erhaltene Br. 5,8 mm.

Beschreibung und Vergleich

Die Hauptspitze des oberen P^4-Bruchstück überragte die durch eine Kerbe abgetrennte hintere Schneide beträchtlich, was trotz der starken Usur dieser Spitze eindeutig zu rekonstruieren ist. Somit ist der Zahn mit großer Wahrscheinlichkeit den Feliden zuzuordnen. In seiner Größe liegt der obere Reißzahn zwischen dem von *Prosansanosmilus peregrinus* aus Petersbuch 2 und *Pseudaelurus turnauensis* aus Wintershof-West. Bei umfangreicherem Material wäre zu überlegen, ob es sich bei dem Feliden aus Erkertshofen 2 möglicherweise um *Ps. lorteti* Gillard 1899 handelt, oder wie ich zum jetzigen Zeitpunkt annehmen möchte um ein großes Exemplar von *Ps. turnauensis.* Mit dem komplexen Thema der Abgrenzung beider Arten beschäftigten sich bereits zahlreiche Autoren (Viret 1951, Ginsburg 1961, 1983; Heizmann 1973, Crusafont-Pairo & Ginsburg 1973, s. a. Roth 1987: 193 und Roth in Vorber.; hier Kap. 3.2).

Schmidt-Kittler (1976: 105, Abb. 110) beschreibt einen linken M_1 (13,0×5,3) von Pasalar (Türkei), der meiner Meinung nach auch *Ps. turnauensis* zugeordnet werden könnte. Er gleicht stark dem Molaren des Unterkiefers Nr. 1976 XXII 3618 von Petersbuch 2 (Roth 1987: 188ff).

Ginsburg, Huin & Locher melden einen oberen P^3 (Bei 263) aus der Fundstelle Beilleaux/Frankreich mit 8,0×3,6 mm (1981: 192), vergleichbar mit dem aus Wintershof-West mit 7,3×3,8 mm.

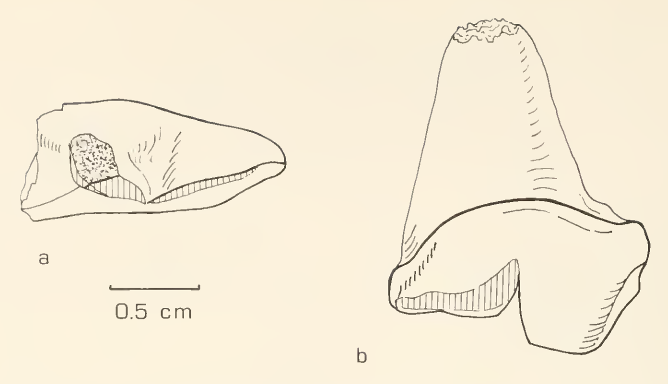


Abb. 12: cf. *Pseudaelurus turnauensis* (Hoernes 1882), P^4-Bruchstück sin. (1974 XVI 1041, Staatsslg. München), Erkertshofen 2; a. okklusal, b. lingual.

Fundorte

La Grive, Wintershof-West, Pontlevoy, Beilleaux, Chilleurs, Horta das Tripas ?, Sansan ?, Göriach, Vieux-Collonges ?, Castel de Barbera, Pasalar?, Hostalets de Pierola.

3. Stratigraphie

3.1 Zur Stratigraphie der Kleinsäuger

Ziegler & Fahlbusch (1986: 52) ordnen die Spaltenfüllungen von Erkertshofen 2 in der zeitlichen Abfolge zwischen Wintershof-West (MN 3, 1986: 7, 52) und Erkertshofen 1 (MN 4b, 1986: 7, Abb. 31) ein. Sie beziehen sich dabei auf gewisse Evolutionsstadien der Beutelratte *Amphiperatherium frequens* zwischen ssp. *wintershofense* und *erkertshofense* (Erkertshofen 1), wobei die Form von Erkertshofen 2 eine intermediäre Stellung einnimmt (1986: 53). Wichtige Hinweise für die Altersbestimmung geben die Eomyiden, die eine Einstufung der Fundstellen erlauben: Bissingen – Wintershof-West – Petersbuch 2 – Erkertshofen 2 – Erkertshofen 1 (Ziegler & Fahlbusch 1986: 53). Aufgrund der Kleinsäuger sei die Fauna von Petersbuch 2 eindeutig jünger als Wintershof-West, da letztgenannte Fundstelle primitivere Entwicklungsstadien in ihrer Kleinsäugerfauna zeige (1986z: 54). Das gleiche gelte für Petersbuch 2 gegenüber Erkertshofen 2, das ursprünglichere Stadien einiger Linien erkennen ließe *(Proscapanus, Ligerimys, Prolagus).* Vieux-Collonges ordnen Ziegler & Fahlbusch (1986: 54) dem Niveau 4b zu.

3.2 Zur Stratigraphie der Carnivoren mit einigen Bemerkungen zur Phylogenetik (Abb. 13)

Cynelos schlosseri wird von Dehm (1950: 23) direkt von der aquitanen Art *rugosidens* abgeleitet. In seiner Revision der europäischen Amphicyoniden bestätigt Kuss (1965b: 63) diese Verwandtschaftsbeziehungen und bezeichnet *schlosseri* als „ein *rugosidens* in etwas modernerem Gewande" und erniedrigt ihn zur Subspezies der Art *rugosidens.* Seine Verbreitung beschränkt sich bisher auf das Burdigal (Wintershof-West und wahrscheinlich Erkertshofen 2). Bereits

Dehm (1950: 28) erkannte die nahe Verwandtschaft von *Cynelos helbingi* mit der aquitanen Form *C. lemanensis,* nahm aber davon Abstand, sie in eine Art zu vereinen. Auch nach Kuss (1965b: 59) bildet *helbingi* die unmittelbare Fortsetzung von *lemanensis.* Er nimmt an, daß sich ein fließender Übergang dieses Entwicklungszweiges in oberaquitanischen Vertretern ergeben und degradiert auch *helbingi* zu einer Unterart der älteren Spezies, dem ich nicht zustimmen kann (s. Kap. 2.1.2). *C. helbingi* ist, wie *schlosseri* nur sicher aus dem Burdigal von Wintershof und mit großer Wahrscheinlichkeit aus Erkertshofen 2 nachgewiesen. Auch *A. acutidens* ist bei Kuss (1965: 60) als Variante von *helbingi* anzusehen, was er unter anderem damit begründet, daß beide „Arten“ im Helveticum keine jüngeren Nachkommen haben, zumindest aber Nachkommen, die den vom Aquitan bis zum Burdigal überschaubaren Entwicklungsgang kontinuierlich fortführen (Kuss 1965b: 60). Sie teilen also das gleiche phylogenetische Schicksal.

Einige Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Cynelos* liefert in diesem Zusammenhang Kuss (1965b: 64ff.). Der von Dehm (1950: 19) aus Wintershof-West beschriebene *Amphicyon socialis* wird von Kuss (1965b: 147) mit einigen Gebißresten aus El Canyet *(Amphicyon Ictiocyon dehmi* Crusafont, Villata & Truyols 1955) zu einer Unterart von *Pseudarctos bavaricus* zusammengefaßt. Dehm machte bereits auf die großen Ähnlichkeiten seiner Wintershofener Form mit *Amphicyon* aus der jüngeren, helvetischen Spaltenfüllung von Solnhofen aufmerksam. Kuss (1965b: 148) sieht eine Entwicklungslinie von *Ps. bavaricus dehmi* (Burdigal) zu *Ps. b. socialis* (Helvet) bis *Ps. b. bavaricus* (Torton, Sarmat).

Hemicyon stehlini besitzt eine große stratigraphische Verbreitung, die vom Burdigal (Wintershof-West, MN 3b) bis ins obere Vindobon (MN6) reicht (Abb. 13). Ein von Ginsburg & Bulot (1982: Taf. 1 Fig. 8) aus Bézian abgebildeter M^2 soll *Hemicyon stehlini* angehören. Diese Spezies gründet sich jedoch auf einen Unterkiefer aus Pontlevoy, wobei die obere Bezahnung dazu nicht eindeutig belegt ist. Es existiert lediglich die wahrscheinliche Zuordnung eines oberen M^1 aus Wintershof zu *H. stehlini* (nach Kuss 1965a). Der M^2 aus Bézian mag durchaus zu *stehlini* gehören, zeigt aber beispielsweise im Vergleich zu einem Exemplar aus Stätzling (Hürzeler 1944: Abb. 7b) eine wesentlich stärkere Reduktion des Metaconids. Möglicherweise handelt es sich dabei um einen pathologischen Fall, denn bei keiner anderen Art der Gattung *Hemicyon* tritt der M^2 in dieser reduzierten Form auf. So persistierte *H. stehlini* seit dem ersten Auftreten in Wintershof-West (MN 3b) bis ins obere Vindobon. Kuss (1965a: 239) hält es für durchaus möglich, daß sich der stratigraphisch jüngere und größere *H. sansaniensis* im Burdigal vom kleineren *stehlini* abgespalten hat.

Das Auftreten der beiden großen *Ischyrictis*-Arten *I. (L.) mustelinus* und *I. (H.) florancei* in Erkertshofen 2 und deren Fehlen in Petersbuch 2 hat möglicherweise taphonomische oder ökologische Ursachen. Eventuell läßt *I. (H.) florancei* auf ein jüngeres Alter der Fundstelle schließen, da er bisher nur aus der jüngeren Fundstelle Thenay bekannt ist. Allgemein wird den Ischyrictinen eine enge Verwandtschaft mit den Mardern bescheinigt. Rabeder (1976: 67) sieht den Ursprung beider Formenkreise in einer *Plesictis*artigen Stammgruppe. Im Gegensatz zu den Mardern vertreten *Laphyctis, Plesiogulo, Eira* und *Gulo* einen guloninen Entwicklungstrend, der sich unter anderem im Dentale durch eine spezielle P^4/M_1-Morphologie bemerkbar macht. So existierten bereits in Wintershof-West eine primitive Marderart, *M. laevidens* und *Ischyrictis comitans* und *I. vorax* nebeneinander. Die beiden letztgenannten Spezies müssen jedoch als „Seitenzweige“ der Gattung *Ischyrictis* angesehen werden, da sie bereits eine Reduktion der ersten Prämolaren aufweisen. Ob *Ischyrictis* als Vorfahre von *Gulo* angesehen werden kann, bleibt nach wie vor umstritten. Heizmann (1973: 77) lehnt diese Möglichkeit entschieden ab, da der große zeitliche Abstand zu den rezenten Gattungen und das Fehlen der Zwischenglieder im Pliozän eher dafür sprächen, daß die Ähnlichkeiten reine Konvergenzen sind und daß die *Ischyrictis*-Gruppe zu Beginn des Pliozäns mit *I. petteri* erlischt. Sowohl Heizmann

(1973: 77) als auch PETTER (1963: 29) halten eine Fortsetzung lediglich im Genus *Plesiogulo* für denkbar. KURTÉN (1970: 14 ff.) weist auf eine Entwicklungslinie hin, die von einem marderähnlichen Vorfahren ausgeht, als Zwischenglied *Plesiogulo* aufweist und mit *Gulo* endet.

Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gattung *Ischyrictis* hat CRUSAFONT (1972) in einem Stammbaum dargestellt. So haben sich wohl spätestens im frühen Burdigal die Untergattungen *Hoplictis* und *Ischyrictis/Laphyctis* voneinander getrennt. *Hoplictis* repräsentiert die fe-

stratigraphisch bedeutende Carnivoren-Spezies des unteren/mittleren Miozäns	Gliederung der Säugetierniveaus nach MEIN (1975)			
	3b	4a	4b	5
Amphicyon gigantheus	—	—	—	—
A. steinh. bohemicus (A. dietrichi)	—			
Arctamphicyon tolos. aff. eibiswaldensis	—			
Cynelos schlosseri	—	—	- - -	
Cynelos helbingi	—	—		
Pseudarctos bavaricus dehmi	— - - -	- ?		
Pseudocyon sansaniensis		—	—	
Hemicyon stehlini	—	—	—	—
Ursavus brevirhinus		—	—	—
Ursavus elmensis	—	—		
Broiliana nobilis	—	—		
Stromeriella franconica	—	—		
Plesictis curvatus n. sp.		—		
Plesictis mayri	—	—		
Plesictis vireti	— - - -	- - ? - -		
Ischyrictis (H.) florancei			- - -	
Ischyrictis (H.) noueli		—	—	
Ischyrictis ("L.") comitans	—			
Ischyrictis ("L.") vorax	—			
Ischyrictis (L.) mustelinus			—	—
Ischyrictis (I.) zibetoides		—	—	—
Martes burdigaliensis			—	
Martes cadeoti			—	
Martes collongensis			—	
Martes delphinensis			—	—
Martes filholi			—	—
Martes laevidens	—	—		
Martes munki		—	—	—
"Martes" pusilla			—	—
Martes sainjoni		—	—	
Paralutra jaegeri		—	- - -	- - -
Potamotherium miocenicum		—	—	—
Mionictis artensis		—	—	?
Palaeogale hyaenoides	—	—	—	
Palaeogale minuta	—	—	—	
Prosansanosmilus peregrinus		—	—	
Sansanosmilus palmidens				- - -
Pseudaelurus lorteti		—	—	—
Pseudaelurus quadridentatus				
Pseudaelurus romivensis			—	—
Pseudaelurus turnauensis	—	—	—	—
Leptoplesictis aurelianensis		—	—	—
Leptoplesictis atavus			—	—
Progenetta praecurrens	—	—	?	
Semigenetta elegans	—	—	—	
Semigenetta aff. sansaniensis			—	—
Semigenetta sansaniensis				

Abb. 13: stratigraphische Verbreitung einiger stratigraphisch relevanter Carnivoren. Die Referenzlokalität für das MN-Niveau 3 b ist Wintershof-West, für 4 a Artenay und Petersbuch 2, für 4 b Bézian und Vieux-Collonges, und für 5 Pontlevoy.

linoide Merkmalsvariante mit dem ältesten Vertreter *florancei* aus dem oberen Burdigal (MN 4b), von dem *helbingi* aus dem oberen Vindobon direkt abstammen soll. Die andere Linie wird im oberen Burdigal (MN 4b) durch *I. noueli,* im Vindobon durch *I. zibethoides* und *L. mustelinus* sowie im Valles durch *I. petteri* vertreten. Die Stellung von *I. petteri* innerhalb der Untergattung ist noch ungeklärt, da von der Fundstelle Can Llobateres bisher nur ein oberer P^4 gefunden wurde.

Die Gattung *Palaeogale* ist bereits mit *P. sectoria* im Quercy nachgewiesen. Im Aquitan (Laugnac und Saint-Gérand-le-Puy) erscheint *P. minuta,* die besonders in der Fundstelle Laugnac eine horizontale Abnutzung an den Spitzen der Prämolaren erkennen läßt. Dieses Merkmal tritt bei einer jüngeren Spezies, *P. hyaenoides* stärker akzentuiert in Erscheinung (s. Kap. Ökologie). De Bonis (1981) lieferte eine detaillierte Revision der Gattung *Palaeogale* sowie den Versuch einer phylogenetischen Rekonstruktion. Danach haben *P. sectoria* und *dorothiae* sowie *P. minuta* und *hyaenoides* eine gemeinsame Wurzel, die sich jeweils wieder untereinander dichotom verzweigen. *P. minuta* und *hyaenoides* existierten eine geraume Zeit nebeneinander, wobei *hyaenoides* den Trend einer hyaeniden Usur weiterhin forciert ausbaut, kombiniert mit einer Größenzunahme von der ältesten Art *sectoria* zu jüngsten *hyaenoides.*

Die älteste, in der Fundstelle vertretene Katze ist *Pseudaelurus turnauensis* (= *Ps. transitorius*). Ihr frühestes, bisher bekanntes Auftreten ist das Niveau MN 3 (Lisboa I, Beilleaux, Wintershof-West). Ihr letztes Auftreten ist in den Hostalets de Pierola (MN 9) registriert. *Pseudaelurus lorteti* existierte nach bisherigen Erkenntnissen im Zeitraum der Niveaus MN 4a (Artenay) bis MN 9 (Valles de Fuentidueña), *Ps. romieviensis* von MN 4b (La Romieu, Baigneaux) bis MN7 oder 8 (Häder). *Ps. quadridentatus* besitzt die geringste zeitliche Verbreitung, von MN 6 (Sansan) bis MN 8 (La Grive Saint-Alban). Eine zeitweilige Koexistenz mehrerer Arten ist somit belegt. Aufgrund dieser stratigraphischen Verbreitung der Arten vertritt Ginsburg (1983: 132) das Modell einer dreimaligen dichotomen Verzweigung innerhalb der Entwicklungslinie von *Pseudaelurus:* die erste beim Auftreten von *Ps. lorteti,* die zweite von *Ps. romieviensis* und die letzte beim Erscheinen von *Ps. quadridentatus.* Diese Verzweigungen können nach Ginsburg (1983: 132) nicht negiert werden. Einige Bearbeiter möchten zwar in den drei jüngeren Spezies gerne Einwanderformen sehen, doch stellt sich dann die Frage nach der Herkunft. Die ersten beiden Verzweigungen haben im Untermiozän stattgefunden, die letzte gegen Anfang des mittleren Miozäns. Die älteste amerikanische Form *(Ps. intrepidus)* ist aber erst auf das jüngste Mittelmiozän datiert. Die Form aus dem Punjab, *Ps. (Sivaelurus) chinjiensis,* gehört ins Mittelmiozän (Chinji), die türkische *(Felis pamiri)* ins Vallesium. Die einzige afrikanische Art, *Ps. africanus,* stammt aus dem Untermiozän und ist nach Ginsburg weit evoluierter als *lorteti* und *romievienis,* wodurch sie als Vorfahre ebenfalls ausscheidet. So vertritt Ginsburg (1983: 133) entschieden die Ansicht, daß die in Europa auftretenden Spezies der Gattung *Pseudaelurus* bodenständige Entwicklungen sind. Das zeitweilige Nebeneinander von kleineren und größeren Arten der Gattung führt er am Beispiel von Saint-Gérand-le-Puy auf das erhöhte Angebot an potentieller Beute zurück, was den Konkurrenzkampf entschärfte und ein Miteinander ermöglichte.

Die Gattung *Semigenetta* dürfte wohl ihren Ursprung im unteren Burdigal haben. Die erste auftretende und kleinste Art ist *S. elegans* aus den Fundstellen Wintershof-West, Solnhofen und wahrscheinlich auch die aus Estrepouy (s. Kap. 2.2.3), ihr frühestes Auftreten also im Niveau MN 3a. Stratigraphisch jünger sind die Spezies „*mutata*“, „*repelini*“ und *sansaniensis. S. sansaniensis* ist die jüngste und größte Spezies, die bisher in La Grive, Sansan, Steinheim, Großlappen, Anwil und den Hostalets nachgewiesen wurde. Nach Heizmann (1973: 68) vermitteln die Formen aus Captieux *(S. repelini* Helbing 1927), Vieux-Collonges *(S.* aff. *repelini)* und Pontlevoy *(S.* ? cf. *mutata)* zwischen *S. elegans* und *S. sansaniensis. Semigenetta* aus der

Fundstelle Rümikon *(Semigenetta spec.*, HELBING 1928) steht *S. sansaniensis* in Größe und Morphologie wesentlich näher als die beiden anderen, so daß sowohl eine Vereinigung mit *S.* aff. *sansaniensis* als auch mit *S. sansaniensis* denkbar ist (HEIZMANN 1973: 69). Die morphologischen Unterschiede von *S. elegans* zu *S. sansaniensis* sind außer in einer Größenzunahme wenig auffällig. HEIZMANN sieht *S. sansaniensis* aus Steinheim als die am höchsten evoluierte Form an. So läßt sich eine Entwicklungsreihe der bisher nachgewiesenen *Semigenetta*-Reste zeigen: *S. elegans* (unteres und mittleres Burdigal) – *S.* aff. *sansaniensis* (oberes Burdigal bis unteres Helvet) – *S. sansaniensis* (Mittleres Helvet bis oberes Vindobon). *Semigenetta* kann allerdings trotz großer Ähnlichkeiten mit der rezenten Gattung *Genetta* nicht als deren direkter Vorfahre in Betracht gezogen werden, da die fossile Gattung nur noch einen Molaren im Oberkiefergebiß besitzt, *Genetta* aber immer noch zwei.

Lokalitäten des Niveaus 4 b sind Vieux-Collonges und Bézian, die eine reiche Carnivorenfauna geliefert haben. Vieux-Collonges zeigt eine Fülle von neuen Spezies (Tab. 2; MEIN 1958), die im Niveau MN 4 a noch nicht anzutreffen sind. Darunter befinden sich der relativ „kurzlebige" *Alopecocyon getti* MEIN 1958 und zahlreiche Spezies der Gattung *Martes*. Die Marder scheinen in dieser Zeit einer großen Wandlungsphase unterworfen gewesen zu sein. In Anbetracht dessen, daß im Niveau 3 a in Wintershof-West lediglich eine Marderspezies *(M. laevidens)* anzutreffen war, zeigen sich bereits in 4 a in Petersbuch 2 (ROTH 1987) gleich 3 neue Arten, zusammen mit *M. laevidens*. Wiederum gravierend unterscheidet sich das Marderspektrum im Niveau 4 b, wo allein in Vieux-Collonges von MEIN (1958) fünf Arten beschrieben werden. Eine weitere, *M. collongensis*, kam kürzlich (ROTH & MEIN 1987) durch neuere Grabungen hinzu. Doch keine Spezies aus Petersbuch ist in einem späteren Niveau anzutreffen. Wahrscheinlich hat dieser „schnelle" Wechsel der Arten neben regionalbedingten Ursachen auch ökologische Gründe. So haben sich die Marder i. e. S. zu Beginn des Burdigals erst ihren ökologischen Nischen anpassen müssen. In diesem Zusammenhang ist wohl auch von Interesse, daß aus dem Niveau 4 b keinerlei Plesictinen bekannt sind; eine Verdrängung durch die eigentlichen Marder scheint naheliegend. *Ischyrictis comitans* und *vorax* wurden in Petersbuch vielleicht sogar durch neue Spezies der Gattung *Martes* (ROTH 1987: 110 ff., ROTH in Vorber.) in ihrem Größenspektrum z. T. ersetzt. In Bézian scheint das Spektrum der Marder auf *M. sainjoni* und *M. munki* beschränkt.

Von stratigraphischer Bedeutung innerhalb der Carnivorenfauna (Tab. 2) sind somit nur die noch auftretenden Spezies *Semigenetta elegans* und *Palaeogale hyaenoides*, deren Nachweis bisher nur bis zum Niveau 4 a hinaufreichte. Andererseits spricht besonders das Auftreten von *M. munki, I. (L.) mustelinus* und *I. (H.) florancei* für eine Einstufung der Fundstelle in das Niveau 4 b gleichzeitig mit Bezian und Vieux-Collonges. Die Carnivorenfauna bestätigt so die stratigraphische Einstufung von ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986) in das Niveau MN 4 b.

4. Ökologie und Rezentvergleiche

(Abb. 14, 15 a, 15 b)

4.1 Ökologie einiger Arten aus Erkertshofen 2

Von der geologischen Seite gesehen läßt die rötlichbraune Färbung des Lehmes der Spaltenfüllung auf das Vorhandensein des Minerals Hämatit schließen, und dieser wiederum auf zumindest zeitweilige aride klimatische Verhältnisse des Biotops.

Mit einigen Säugetieren (Faunenliste nach HEISSIG 1978, ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986, ZIEGLER 1985) der „Begleitfauna" der Carnivoren lassen sich bedingt ökologische Aussagen über den

Biotop machen. So läßt die Anwesenheit der Nashörner *Aceratherium* und *Brachypotherium* nach Dehm (1957: 34) auf einen Urwald-Biotop schließen. *Anchitherium* und *Paleomeryx* siedelt Dehm in lichten Wäldern und Grasebenen an. Die Umgebung von *Procervulus* und *Lagomeryx* umschreibt er mit Gebüsch und Unterholz.

Listriodon mußte nach Dehm (1934: 526) die angestammte Umwelt der Suiden, den Sumpfwald, verlassen und sich in eine neue Umgebung, wie Trockenwald, Bergwald, Savanne oder Galeriewald eingelebt haben (Gras- und Laubfresser, s. Dehm 1934: 527).

Die Gattung *Taucanamo* (Bsp. *pygmaeum* u. *sansaniense)* verhält sich ziemlich euryök (Thenius 1956: 373) und läßt eine Beurteilung des Biotops nicht zu. Beide Arten sind aus verschiedenen Ablagerungen nachgewiesen, sowohl in „Braunkohlearten" als auch mit „Trockenstandortsegmenten" vergesellschaftet. Doch läßt die meist starke Abkauung des Gebisses auf härtere Pflanzenkost schließen.

Anchitherium wird allgemein (Wehrli 1938: 40) als Waldpferd betrachtet. Wehrli nimmt für dieses Tier eine Nahrungsaufnahme von Bäumen an, legt sich aber bei der Dichte des Baumbestandes nicht fest. Auch gibt es für ihn keinen Grund anzunehmen, daß *Anchitherum* eine härtere Nahrung zu sich genommen hat als die heutigen Hirsche und Rehe oder daß es, wie Abel (1937) behauptet in Rudeln gelebt habe. Sowohl von Abel (1937: 193) als auch von Wehrli (1938: 41) wird ein Sumpfland-Biotop für *Anchitherium* verneint.

Obergfell (1957: 153) weist Bauähnlichkeiten des *Procervulus aurelianensis praelucidens*-Dentale (Fundstelle Wintershof-West) mit denen des *Capreolus capreolus*-Dentale nach. Sie finden nach ihrer Meinung möglicherweise ihre Ursache darin, daß *Procervulus aurelianensis praelucidens* den modernsten unter den altburdigalen und *Capreolus capreolus* den altertümlicheren der beiden rezenten modernen Cerviden verkörpert, daß beide ungefähr mittelgroß und keine Nahrungsspezialisten innerhalb des Cervidentypus sind.

Nach Angaben von Obergfell (1957: 156) bewohnten die frühen Cerviden Gebiete beschränkter Freiflächen. Infolge dessen reichte ein bescheiden entwickelter Geruchssinn aus. Unübersichtlicher Standort und geringes Witterungsvermögen zwangen oft zum Nahkampf (Oberer Caninus als Verteidigungswaffe ausgebildet). Ein überbauter Rücken ermöglichte die schnelle Flucht ins Dickicht. Die Entwicklung des Gebisses, der Kaumuskulatur sprechen für eine weiche und relativ ausgiebige Atzung. Die Änderung der Lebensräume vollzog sich vom Altburdigal bis zur Gegenwart durch Wechsel des Klimas und der Morphologie der ursprünglichen Standorte hin zu trockneren und rauheren Klimaten und offeneren Biotopen.

Die in der Fundstelle stark vertretenen Talpiden (Ziegler 1985) fordern für ihre subterrane Lebensweise (Ziegler 1985: 165) einen lockeren Boden, der einen gewissen Grad an Feuchtigkeit besitzt.

Auch Biber *(Steneofiber)* sind, sofern man denselben oder ähnlichen Biotop der heutigen annimmt, Indikatoren für Feuchtbiotope. Aufgrund der Sciuriden ist ein gewisser Baumbestand anzunehmen. Als Consens dieser Ausführungen bleibt zunächst festzustellen, daß die Begleitfauna der Säugetiere auf einen bewaldeten Biotop hinweist.

4.2 Die Ökologie einiger Carnivoren aus Erkertshofen 2

Die Zusammensetzung der Carnivorenfauna von Erkertshofen 2 ist weder von der Artennoch von der Individuenzahl gesehen sehr reich. Ein derart geringes Artenspektrum findet man lediglich in Biotopen wie der Dornbuschsavanne (Rautenbach 1978; „Turf Thornveld"), mit ebenfalls 9 Arten.

Die Gattung *Ischyrictis* wird von zahlreichen Autoren immer wieder mit dem rezenten Vielfraß *Gulo Gulo* verglichen. Auch Heizmann (1973: 76) ist der Meinung, daß die miozänen *Ischyrictis*-Vertreter nicht nur in Größe, sondern auch im Habitus weitgehend dem Vielfraß entsprochen haben. Das Gewicht von *I. (L.) mustelinus* bleibt jedoch deutlich hinter dem des heutigen *Gulo* (bis 25 kg; in Alaska wiegen männliche Tiere im Durchschnitt 15, weibliche 10 kg; Die Tiere unserer Welt. Band 1, 1986) zurück. Dem Vielfraß wird die arktische und subarktische Tundra und Taiga als Lebensraum zugeschrieben. Ähnliches gilt nach Kurtén (1970: 20) für seinen Vorfahren *Plesiogulo*, der in offenen Landschaften Chinas und wahrscheinlich Sibiriens gelebt haben soll. Die Fortbewegungsweise des *Gulo* wird als polternd und plump beschrieben, weswegen er sich im Sommer weniger von eigener Jagdbeute als von Aas und pflanzlicher Kost ernährt. Die Nahrung im Winter besteht hauptsächlich aus Ren und Karibu, die der Vielfraß entweder selbst tötet oder deren Aas er frißt (Die Tiere unserer Welt: 98). Denn im Winter, bei weichem Schnee, kann er aufgrund seiner großen Füße mit weniger Mühe lebende Beute – auch Luchs und Rentiere – erlegen. Sollte diese Ernährungsweise auf den fossilen *Ischyrictis* übertragbar sein, könnte er eine ähnliche ökologische Nische wie die rezenten Hyänen besetzt haben.

Die Untergattung *Hoplictis* hat nach Ginsburg (1963: 100) mehr die Richtung der Felidenentwicklung eingeschlagen, was auf eine überwiegend carnivore bis hypercarnivore Ernährungsweise hindeutet.

Bei einem Vergleich der Zusammensetzung der Raubtierfaunen aus wärmeren Klimabereichen mit denen aus gemäßigten Zonen wird deutlich, daß Musteliden zahlreicher in humiden Gebieten vertreten sind. *Martes munki* fällt in den Größenbereich von Baum- und Steinmarder *(M. martes* und *M. foina).* Beide rezenten Arten sind eindeutig im Waldbiotop anzusiedeln. Einige Arten der fossilen Musteliden haben sicherlich auch Nischen besetzt, die später die zahlreicher werdenden Viverriden übernahmen.

Diese zeigen ja im rezenten Bereich ein großes Anpassungsvermögen an die unterschiedlichsten Biotope. In Erkertshofen ist lediglich eine Art bekannt. Wie ihr Name *Semigenetta* bereits deutlich macht, sind große Ähnlichkeiten in ihrer Gebißmorphologie mit der rezenten Gattung *Genetta* deutlich. *Genetta genetta* und *G. tigrina* sind beispielsweise in offenen bis bewaldeten Landschaften anzutreffen, ebenso wie *G. thierryi. Semigenetta* fällt in den Größenbereich der ersten beiden Formen (Legendre & Roth 1988: Tab. 1). Alle Genetten sind bis auf *G. johnstoni* Wirbeltierfresser. Insekten und auch Obst sind eine regelmäßige Ergänzung ihrer Nahrung.

Eine weitere in ihrer Ökologie erwähnenswerte Form ist *Palaeogale hyaenoides.* Diese Spezies zeigt eine für Hyänen typische horizontale Abkauung der Prämolaren. Diese ergibt sich aus der extremen Ernährungsweise, ihre Beute oder entsprechendes Aas „mit Haut und Haaren" zu vertilgen. Die Zerkleinerung der Knochen und anderer harter und zäher Bestandteile verursacht den horizontalen Abrieb der Prämolaren. *Palaeogale hyaenoides* weist allerdings gegenüber den Hyäniden ein nur geringes Gewicht von weniger als 1 kg auf – eine Konvergenzentwicklung für das Beutespektrum Kleinsäuger. Die systematische Stellung von *Palaeogale* innerhalb der Feliformia (Feliden und Viverriden) ist noch nicht geklärt. Eine direkte Verbindung mit den Hyäniden ist jedoch auszuschließen, da es bereits im Miozän größere Vorläuferformen dieser Gruppe, z. B. *Protictitherium* oder später *Ictitherium*, gibt.

Die Gattung *Pseudaelurus* fällt in den Größenbereich der Kleinkatzen (Felinae) zu denen auch noch Luchs und Puma zu rechnen sind. *Pseudaelurus turnauensis* fällt mit ca. 10 kg (s. u.) in den Größenbereich eines kleineren Luchses oder eines durchschnittlich großen Ozelots. Die Kleinkatzen dürften zum Großteil als Waldbewohner bezeichnet werden. Einige Arten jedoch, wie beispielsweise Ozelot, Rohrkatze *(Felis chaus)* oder Jaguarundi *(Herpailurus yagouaroundi)* sind außerdem in offeneren Landschaften anzutreffen. *Felis margarita* und *Caracal*

sind sogar in Wüstengebieten anzutreffen. Eine Einstufung von *Pseudaelurus* nur mit diesen Analogieschlüssen der Rezentformen ist deshalb nicht zu machen.

Amphycyoniden gelten als Vertreter der mitteleuropäischen humideren Klimate (Schmidt-Kittler 1976: 124). Sie dürften wohl eine ähnliche Lebensweise geführt haben, wie die rezenten Bären. Dies gilt besonders für die größeren Arten, denn ein 1300 kg schweres Tier (als Bsp. *Amphicyon giganteus*, Legendre & Roth 1988: Tab. 3) dürfte sich kaum primär von Jagdbeute ernährt haben. Deren deutlicher Rückgang in der entsprechenden Artenzahl in Erkertshofen gegenüber älteren Fundstellen wie beispielsweise Wintershof-West, wo diese Carnivoren häufig anzutreffen sind, läßt auf zunehmende Aridität des Biotopes schließen. *Cynelos helbingi*, die größte in Erkertshofen auftretende Art fällt in den Größenbereich eines großen Brillenbärs oder eines kleineren Braunbärs. *Cynelos schlosseri* erreicht lediglich ein Gewicht, das dem eines durchschnittlichen Malaienbärs entspricht. Dazwischen liegt mit ca. 97 kg (s. u.) *Pseudarctos „socialis“* mit dem Durchschnittsgewicht eines Lippenbäres. Alle rezenten Bären bevorzugen Waldbiotope und sind primär Pflanzenfresser. Lediglich *Selenarctos thibetanus* (Kragenbär) ist auch in der Regel im Buschland anzutreffen. *Tremarctos* nutzt auch Grasland über 3200 m ü. NN oder tiefer gelegene Steppen. *Hemicyon stehlini* gehört taxonomisch zu den eigentlichen Bären. Es handelt sich dabei um eine kleine Spezies (ca. 380 kg, was dem Gewicht eines mittelgroßen nordamerikanischen Grizzly-Bären entspräche, s. u.), die später durch größere Formen ersetzt wird. *Hemicyon* zeigt ein für Bären typisches Allesfresser-Gebiß, mit großflächigen, viereckigen Molaren. Eine ähnliche Morphologie findet man auch bei den heutigen Bären.

Es bleibt also zu vermuten, daß für Erkertshofen 2 eine mehr oder weniger offene Waldlandschaft anzunehmen ist. Für differenziertere klimatische Aussagen sollte die noch nicht bearbeitete Reptilienfauna als Indikator herangezogen werden.

4.3 Ökologische Aussagen mit Hilfe von Cenogrammen

4.3.1 Wozu dienen Cenogramme?

Mit Hilfe von Lebendgewichten (Körpergröße) können ökologische Aussagen über den Biotop einer Fauna gemacht werden. So hat Legendre (1986) nachgewiesen, daß im rezenten Bereich eine Abhängigkeit von Größenverteilung der Säuger und Umwelt besteht und übertrug dies auf fossile Faunen. Dafür sind aber im Gegensatz zu heute lebenden Faunen die Gewichte der einzelnen Arten nicht meßbar und bekannt. So war man z. T. auf empirische Auswertungen im Vergleich mit ähnlichen Rezentformen angewiesen, wie dies Petter (1967) für die Carnivoren von Olduvai versuchte, um ungefähre Daten der Lebendgewichte zu ermitteln. Andere zahlreiche Autoren arbeiteten mit dem Parameter der Körpergröße, wie beispielsweise Schulterhöhe oder Langknochenlängen (Charles-Dominique et al. 1981, Andrews et al. 1979, Emmons et al., Valverde 1964, 1967). Cenogramme, basierend auf den Lebendgewichten der Arten, wurden von Legendre & Sudre (1984) und Legendre (1986) erstellt.

Einige Autoren (Gould 1975, Gingerich 1977, Creighton 1980) machten den erfolgreichen Versuch, Zahngröße mit Körpergröße zu korrelieren, was für Säugetierpaläontologen eine geradezu ideale Methode darstellt, da sich die Masse an fossil überliefertem Material aus Zähnen zusammensetzt. Für Primaten haben diese Korrelation Gingerich (1977) und Gingerich et al. (1982) durchgeführt, für Insektivoren Gingerich & Smith (1984).

4.3.2 Die Lebendgewichte der Carnivoren von Erkertshofen 2

LEGENDRE & ROTH (1988) sahen sich veranlaßt, den oben genannten Autoren folgend, den artspezifisch charakteristischen unteren Reißzahn (M_1) zu einer Korrelation heranzuziehen. Das bedeutet, daß der Durchschnittswert der gemessenen M_I-Flächen (Länge × Breite) einem durchschnittlichen Körpergewicht der entsprechenden rezenten Art zugeordnet wurde.

Für die Berechnung der Gewichte der Amphicyoniden wurden die Parameter der Ursiden (E) verwendet, da diese bzgl. Körpergewicht und Größe am ehesten mit den Bären vergleichbar sind (s. BERGOUNIOUX & CROUZEL 1973, GINSBURG & TELLES ANTUNES 1968; s. a. LEGENDRE & ROTH, 1988: Tab. 3).

In Erkertshofen treten kaum kleinere Arten von Raubtieren auf. Die mittelgroßen und großen Arten sind gut dokumentiert (Tab. 2).

Tab. 2: Alphabetische Liste der in Erkertshofen 2 vorkommenden Carnivoren-Spezies mit der Fläche des unteren Reißzahnes (M_1). Falls kein Meßwert ermittelt werden konnte, wurden die Meßdaten von denen der Fundstelle Petersbuch 2 genommen. Der Wert steht für den Logarithmus Länge × Breite. Das errechnete Gewicht ist gerundet in Kilogramm angegeben. Erläuterungen zur Einteilung der verwendeten „Gruppen" s. LEGENDRE & ROTH 1988: Tab. 2.

	ln M_I-Fläche (L. x Br.)	Gewicht (kg) gerundet	Gruppe
Cynelos helbingi	5.4622	202	(E)
Cynelos schlosseri	4.8347	63	(E)
Hemicyon stehlini	5.8003	378	(E)
Ischyrictis (H.) florancei	4.6867	8,9	(F)
Ischyrictis (L.) mustelinus	4.5931	7,7	(F)
Martes munki	3.5978	1,49	(F)
Palaeogale hyaenoides	2.9750	0,91	(A)
Pseudaelurus turnauensis	4.0837	10	(J)
Pseudarctos "socialis"	5.0641	97	(E)
Semigenetta elegans	3.4803	1,75	(H)

4.3.3 Wie werden diese Cenogramme erstellt?

Die Cenogramme basieren auf der gesamten Säugetierfauna eines Biotopes. Die ersten Cenogramme wurden von VALVERDE (1964, 1967) erstellt und bezogen sich auf die Schulterhöhe der Arten als Größenparameter. Der durchschnittliche Größenparameter pro Art wird auf der Y-Achse und die Arten in absteigender Reihenfolge ihrer Größe auf der X-Achse aufgetragen. Die Carnivoren fallen immer in den mittleren Größenbereich des Cenogrammes (VALVERDE 1964: 136, Fig. 6). VALVERDE unterscheidet dabei 3 Gruppen:

1. Die großen Raubtiere (Bsp. La Doñana, Luchs, Wolf bejagen den Hirsch) greifen Beute an, die sie selbst an Größe übertrifft.
2. Die mittelgroßen Carnivoren bejagen Tiere, die sehr viel kleiner als sie selbst sind (Bsp. La Doñana, Wildkaninchen).
3. Die kleinen Jäger *Mustela* nehmen Beute von sehr kleiner Größe *(Apodemus, Mus)*.

Näheres dazu s. VALVERDE 1964: 138, Fig. 7

Legendre (1986) hat diese Cenogramme in etwas geänderter Form (Körpergewicht statt Größe, im nat. Logarithmus) für Faunen aus Rezent-Biotopen (Tropischer Regenwald bis hin zu Wüstenfaunen; Legendre 1986: Fig. 11, Abb. 14) angewendet. Er verglich sie mit selbst erstellten Cenogrammen des Obereozäns und Oligozäns von Frankreich; die räuberisch lebenden Spezies (Carnivora) und die Fledermäuse (Chiroptera) werden in separaten Kurven aufgetragen. Dabei ergaben sich für die rezenten Faunen einige empirisch ermittelte Regeln (Legendre 1986: 203):

1. weist eine Lücke innerhalb der mittelgroßen Arten auf eine offene Umgebung der Fauna hin, wohingegen eine kontinuierliche Verteilung der Arten einen geschlossenen Landschaftstyp annehmen läßt.
2. Die Neigung der Geraden innerhalb der großen Säuger gibt den Grad der Aridität wieder: je steiler die Neigung, um so arider der Biotop.
3. Die Neigung der Geraden für die kleinwüchsigen Formen könnte ein Indikator für die Temperatur sein: unter gemäßigten Temperaturbedingungen leben mehr kleine Arten als unter tropischen.

Die von Legendre benutzten Referenzbiotope für die Cenogramme sollen im folgenden kurz charakterisiert werden (nach Müller-Hohenstein 1981), da dies zum besseren Verständnis bei der Einstufung der fossilen Fundstelle Erkertshofen 2 beiträgt.

Tropischer Regenwald (High Ivindo, Gabon, Typ a/Legendre): mittl. Jahrestemperatur 26,4°; mittl. Jahresniederschlag 3948 mm; abs. Temperaturmax. 35,8°; abs. Temperaturmin. 19,0°. Im Mittel schwankt die tägliche Temperatur um 7,2°C. Insgesamt werden 3° Jahresschwankung kaum erreicht. Charakteristisch für den tropischen Regenwald ist eine oft 60 bis 80 m hohe Baumschicht, die eine horizontale Gliederung (Stratifikation) in mehrere Stockwerke erkennen läßt. Eine große Artenvielfalt ist hier zu verzeichnen. Diese Vegetationsstruktur ist mitentscheidend für den Nischenreichtum und damit die einzigartige und artenreiche, dabei relativ individuenarme Tierwelt.

An den immergrünen tropischen Regenwald (immerfeuchte Tropen) schließen sich die Gebiete der wechselfeuchten Tropen (= äußere Tropen) an, die Savannen. Feuchtsavannen/Monsunwälder zeichnen sich durch 2,5–5 Monate winterliche Trockenheit aus; mittl. Jahrestemperatur 25°; mittl. Jahresniederschlag 1500–2000 mm; abs. Temperaturmax. unter 30°; abs. Temperaturmin. über 20°. Beim Übergang des Regenwaldes in die Feuchtsavanne gibt es keine scharfe klimatische Grenze. Auch innerhalb der wechselfeuchten Tropen und wiederum in der Feuchtsavannenzone vollzieht sich im Idealfall ein regelhafter, kontinuierlicher Klimawandel, der durch die Abnahme der Gesamtniederschlagsmenge und eine Zunahme von Trockenmonaten zum Ausdruck kommt. Dies äußert sich in verschiedenen Waldformationen, den halbimmergrünen tropischen Wäldern und den regengrünen tropischen Wäldern innerhalb der Feuchtsavanne bis hin zu von Baumgruppen durchsetzten Grasländern. Dem weitgehenden Offenlandcharakter der Feuchtsavanne angepaßt – man spricht auch von Parklandschaften – sind hier Großtiere verschiedener Arten und Familien und in größeren Populationen anzutreffen. Es bleibt noch zu erwähnen, daß viele der Tierarten – die im übrigen auch über den engeren Bereich der Feuchtsavannenzone hinaus in anderen Savannenzonen vorkommen – einen auffallenden Gesellschaftstrieb entwickelt haben. Dieses Verhalten darf als Anpassung an den überwiegenden Offenlandcharakter und das daraus resultierende höhere Schutzbedürfnis gedeutet werden. Als Beispiel hierfür wählte Legendre den Kagera National Park/Ruanda (Typ b, Abb. 14). Das Gebiet wird vom Kagera durchflossen und zeichnet sich durch zahlreiche Seen aus.

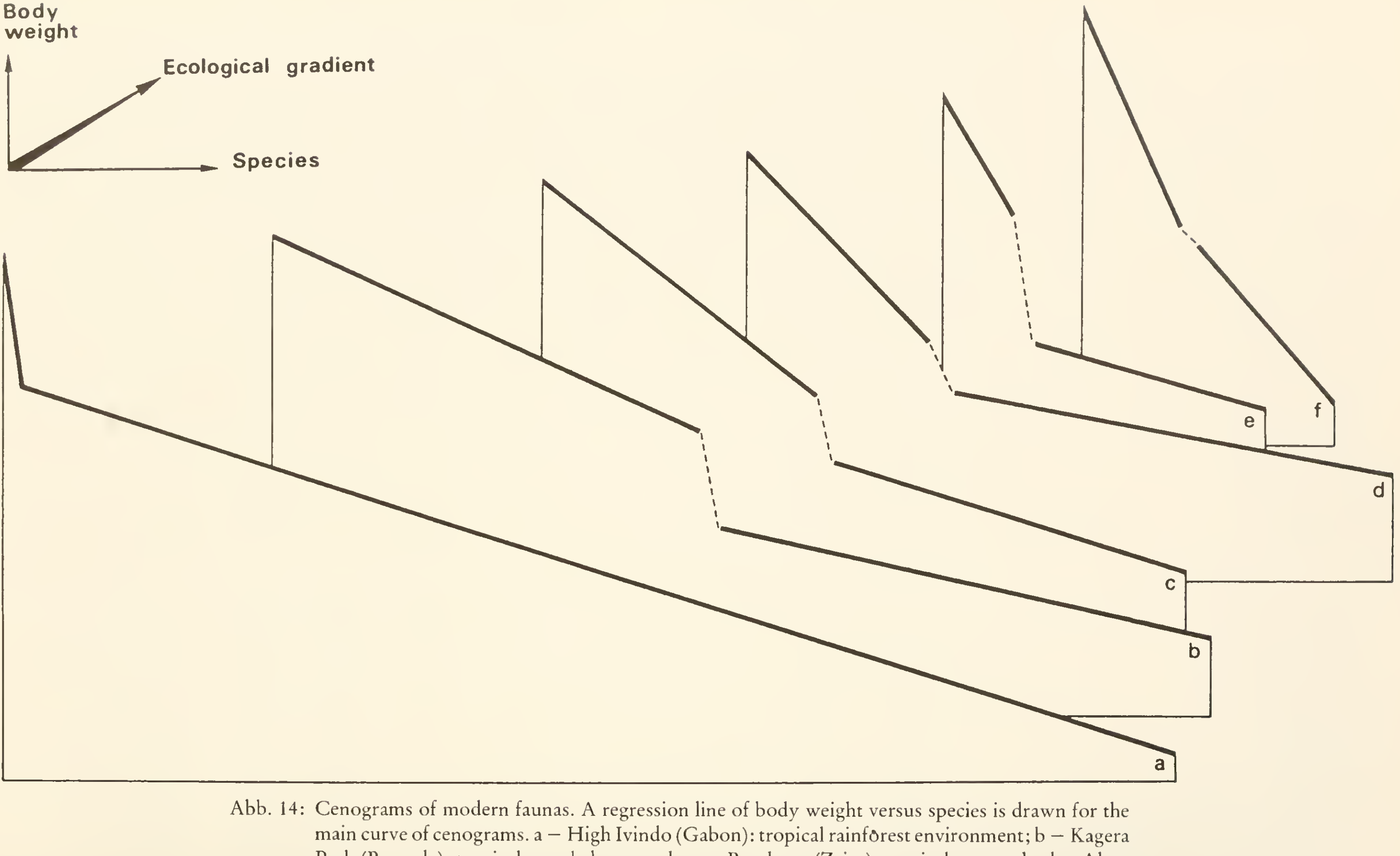


Abb. 14: Cenograms of modern faunas. A regression line of body weight versus species is drawn for the main curve of cenograms. a – High Ivindo (Gabon): tropical rainforest environment; b – Kagera Park (Rwanda): tropical wooded savannah; c – Rutshuru (Zaire): tropical savannah; d – Algerian Northern Sahara (Algeria): predesert; e – Aghbolagh (Iran): desert; f – Doñana (Spain). Mediterranean arid zone. From left to right, the ecological gradient is humid and wooded to arid and open environments. A gap in medium-sized species occurs in open environment type (b to e); large-sized species are less abundant in arid zones (d to f); in higher latitudes, the entire fauna is impoverished (f) (übernommen von LEGENDRE 1986: Abb. 11).

Ohne deutlich sichtbare Grenze schließen sich an die Feuchtsavannenzone jeweils polwärts die Trocken- und Dornsavannenzonen an. Erstere ist gekennzeichnet durch eine klar ausgeprägte Regenzeit in den Sommermonaten (Zenitalregen) und einer winterlichen Trockenzeit von 5–7,5 Monaten. Die durchschnittliche Jahrestemperatur liegt bei 25° C mit Schwankungen von 13°, die täglichen Temperaturschwankungen können Werte bis zu 18° ergeben. Die durchschnittliche Niederschlagsmenge beträgt 300–1 000 mm, wobei sich an der Untergrenze die Nähe der Halbwüste zeigt. Beispiel für die Trockensavanne ist das Gebiet von Rutshuru/westl. Zaire (Legendres Typ c, Abb. 14). Hier ist neben Strauch- und Baumvegetation mit klimatisch bedingtem Grasland zu rechnen, da erst bei Niederschlagsraten von 400 bis 600 mm ein relativ labiles Wettbewerbsgleichgewicht zwischen Gräsern und Holzpflanzen herrscht. Erstere gewinnt in den feuchteren Teilen der Trockensavanne das Übergewicht, wobei es zur Ausbildung regengrüner Wälder bzw. tropischer Trockenwälder mit mittelhohen, dornigen Schirmkronenbäumen kommt. Zu erwähnen ist noch, daß die intensive Rotfärbung der Böden wegen der Abnahme der freien Eisenoxide beim Übergang von Feucht- in Trockensavanne zurückgeht.

Die sich an die Dornensavanne anschließende Halbwüste ist durch kühle Winter mit Frostereignissen und weniger als 2 humide Monate im Jahr gekennzeichnet. Mit stark wechselnden Temperaturamplituden von 30° innerhalb eines Tages ist zu rechnen. Als Vegetation sind Trokkengräser und Zwergsträucher anzutreffen. Legendre führt die nördliche Sahara von Algerien als Beispiel für diesen Biotop an (Typ d, Abb. 14). Der reine Wüstenbiotop (Typ e, Abb. 14) wird durch Aghbolagh/Iran vertreten. Typ f repräsentiert die mediterrane aride Zone (Doñana/Spanien).

Auf den ersten Blick wird bei dem Cenogramm bereits ersichtlich, daß die Gerade im mittleren Größenbereich der Fauna unterbrochen ist (Abb. 15 a, 15 b) und wir es deshalb in Erkertshofen 2 mit einer offenen Landschaft zu tun. Der Neigungswinkel der oberen Geraden liegt bei ca. 38°, oder sie besitzt einen Schiefe-Gradienten von 0,77, was in den Bereich des Landschaftstypes c (tropical savannah von Legendre, mit entsprechendem Neigungswinkel von 37°, oder einer Schiefe von 0,76) fällt. Der Neigungswinkel der „Kleinsäuger-Geraden" beträgt nur 9° (Schiefe 0,14). Die Auswertung des Cenogrammes läßt also für Erkertshofen 2 einen Landschaftstyp annehmen der der Trockensavanne (Typ c) nahekommt, gekennzeichnet durch lichte Trockenwälder, Baumgruppen und Einzelbäume, Gebüsche und Grasland. Das geringere Wasserangebot – also die höhere Aridität – stünden in Einklang mit den geologischen Bedingungen eines Karstgebietes.

Hinweise bzgl. ökologischer Aussagen anderer Autoren sind spärlich und z. T. sehr allgemein gehalten. Ziegler & Fahlbusch (1986: 52) verzichten weitgehend auf eine Interpretation der paläoökologischen Verhältnisse ihrer Fundstellen und verweisen auf die Herpetologie, die diesbezüglich wesentlich aussagekräftigere Ergebnisse liefere. Die Herpetofauna ist jedoch bisher noch nicht bearbeitet; man wird deshalb weitere Ergebnisse abwarten müssen. Die Flora kann ebenfalls nicht zu einer Analyse herangezogen werden, da auch hier noch keine Bearbeitung vorliegt. Für die Fundstelle Rauscheröd/Passau (Molassebecken, MN 4b) erwartet Schleich (1984: 101) aufgrund eines Camäleon-Fundes wärmstklimatische Bedingungen, wie sie rezent im äußersten südmediterranen Raum oder aber in Afrika und SE-Asien angezeigt sind. Schleich verweist in diesem Zusammenhang auf ein Rekonstruktionsbild des Biotopes von Selmeier (1983: 109), der in Rauscheröd ehemals sumpfig-brackische Küstenwälder ansiedelt, landeinwärts verbreitete Flußufer- oder Tieflandregenwälder bis hin zu einer Höhe von 500 bis 1 000 m. Die Sumpf-, Flußufer- oder Strandwälder können seiner Meinung nach bis in diese Höhe trockener Biotope unverändert bleiben.

Schleich (1985 b: 141) nimmt an, daß sich tropische Klimabedingungen in der miozänen Klimageschichte wohl hauptsächlich im Bereich zwischen MN4 und MN6 zu erwarten sind, was

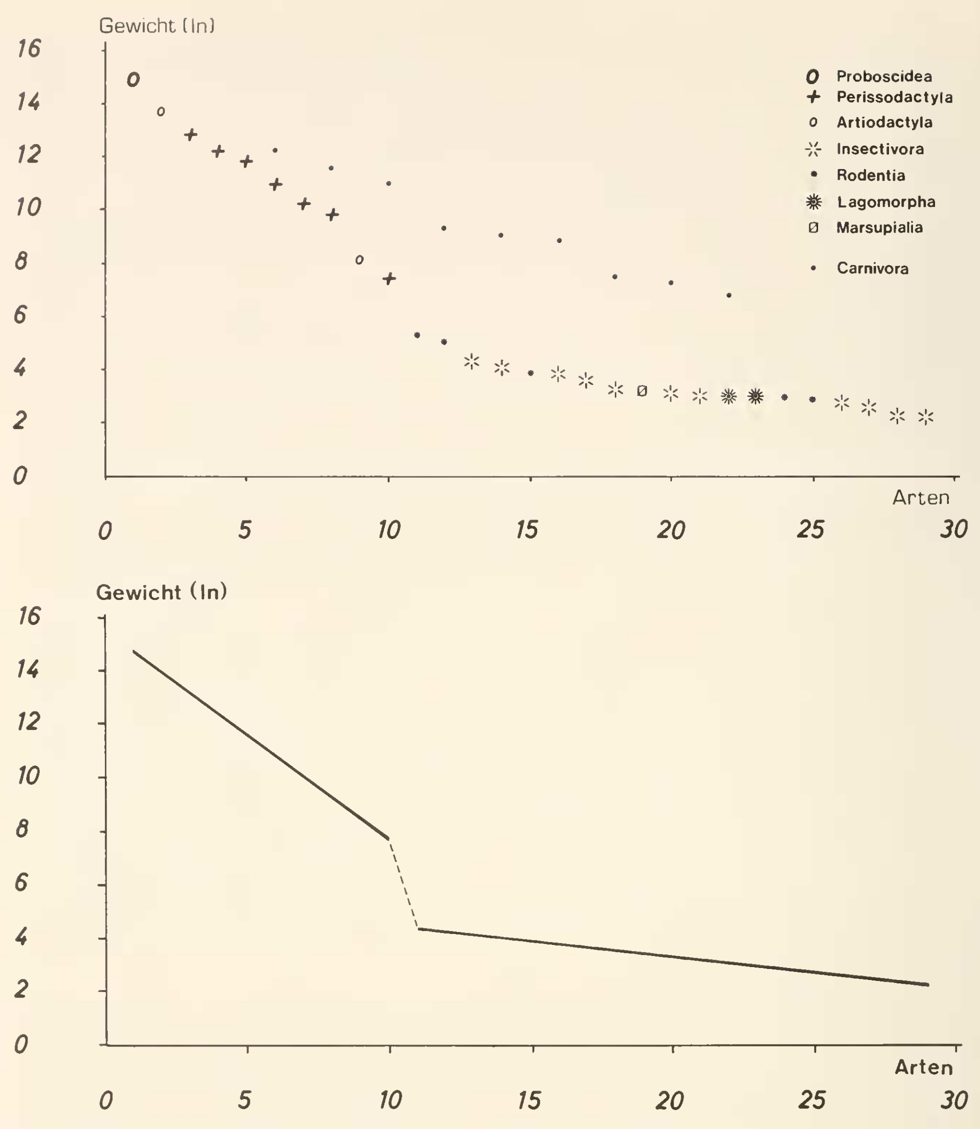


Abb. 15: Cenogramm der fossilen Säugetierfauna von Erkertshofen 2. Die Lücke im mittleren Größenbereich deutet auf einen offenen Landschaftstyp hin. Die Regressionsgerade ähnelt dem Typ b und c von LEGENDRE (1986: Fig. 11).
a) zeigt die errechneten Werte für die einzelnen Arten. Die Carnivoren werden separat dargestellt.
b) zeigt die entsprechende Regressionsgerade, die mit den Werten aus a. errechnet wurde.

sich durch einzelne systematische Detailbearbeitungen der Schlangen und Echsen (Varane und Riesenschlangen) weiter bestärken dürfte. Nach RACHL (1983) wären im Mittelmiozän, zumindest im näheren Einzugsbereich des Ries-Sees, tropische Savannenbedingungen zu erwarten (s. SCHLEICH 1985 b: 141). SCHLEICH (1985 a: 3) verweist bei seiner paläoökologischen Interpretation auf eine Arbeit von JUNG (1984), der für das untere Astaracium (MN6) vom Goldberg eine „of-

fene Trockenvegetation unter mediterranem Wechselklima“ sieht. Für Sandelzhausen, ebenfalls MN6, nimmt SCHLEICH (1981: 216) einen Temperaturbereich für die Zeit der Fortpflanzungsperiode der Schildkröten von ca. 30°C an. Eine klimatische Jahresperiodizität sei ebenfalls aufgrund der Zuwachsringe an Knochenquerschnitten von *Ocadia sophiae* deutlich zu erkennen.

Zum Schluß seien noch als Vergleich DEMARQUE et al. (1983: 262) genannt, die bei ihrer klimatologischen Bearbeitung des tertiären Rhone-Tales zu folgendem Ergebnis kamen: im unteren Orleanium (MN3) sei ein warmes und humides Klima anzunehmen, das sich im Burdigal (MN4) durch die Dominanz der zahlreichen Cricetiden und die Abnahme der Eomyiden in Richtung eines trockeneren Klimas entwickelte. MN5 zeichne sich nach ihrer Meinung durch hohe Temperaturen aus.

5. Literatur

ABEL, O. (1927): Paläobiologie und Stammesgeschichte. – Jena.

ANDREWS, P. & H. J. LORD & E. M. NESBIT EVANS (1979): Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. – Biol. J. Linnean Soc., **11**: 177–205.

BAUDELOT, S. & F. CROUZEL (1974): La faune burdigalienne des gisements d'Espira-du-Conflent (Pyrénées-Orientale). – Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **110** (3–4): 311–326.

BEAUMONT, G. DE (1974): Un nouveau Mustélidé (Carnivora), *Martes burdigaliensis* n. sp., du Miocène inférieur de Vieux-Collonges, Rhône. – C. C. Séances, SPHN Genève, NS, 9 (1–3): 81–83.

BERGGREN, W. A., D. V. KENT, J. J. FLYNN & J. A. VAN COUVERING (1985): Cenozoic geochronology. – Bull. Geol. Soc. Amer., **96**: 1407–1418.

BERGOUNIOUX, F. M. & F. C. CROUZEL (1973): *Amphicyon major* BLAINVILLE du Miocène Moyen de Sansan (Gers). – Ann Paléontologie (Vert.), **59** (1): 27–76.

BONIS, L. DE (1969): Remarques sur la position systématique des Amphicyon. – C. R. Acad. Sci., D **269**: 1748–1750.

–– (1981): Contribution à l'étude du genre *Palaeogale* MEYER (mammalia, Carnivora). – Ann. Paléont. Vértebr., **67** (1): 37–56.

CHARLES-DOMINIQUE, P. & M. ATRAMENTOWICZ & M. CHARLES-DOMINIQUE & H. GÉRARD & A. HLADIK & C. M. HLADIK & M. F. PREVOST (1981): Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. – Rev. Ecol. (Terre et Vie), **35**: 341–435.

CREIGHTON, G. K. (1980): Static allometry of mammalian teeth and the correlation of the tooth size and the body size in contemporary mammals. – J. Zool. London, **191**: 435–443.

CRUSAFONT-PAIRO, M. (1952): La presencia del Félido *Pseudaelurus tournauensis* (HOERNES) en el Mioceneo de Hostalets de Pierola y Sabadell (Vallés-Penedés). – Notas y Comun. Inst. Geol. y Min. España, **28**: 97–109.

CRUSAFONT-PAIRO, M. (1972): Les *Ischyrictis* de la transition Vindobonien – Vallesien. – Palaeovert., **5**: 253–260.

–– (1979): Nova Troballa de l'*Ischyrictis mustelinus* (VIRET, 1933). – Bull. inform. Inst. Paleont. Sabadell, N. S., **11** (1–2): 17–19.

CRUSAFONT-PAIRO, M. & L. GINSBURG (1973): Les Carnassiers fossiles de Los Vallès de Fuentiduena (Ségovie, Espagne). – Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., 3e ser., **131**: 29–44.

DEHM, R. (1934): *Listriodon* im südbayerischen Flinz (Obermiocän). – Zentralbl. Min. etc., B **1934**: 513–528.

–– (1937): Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. – Zbl. Min. Geol. Paläont., B **1937**: 349–369.

–– (1950): Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **58**: 1–141.

–– (1951): Fossile Raubtierzähne. – Aus der Heimat, **59** (1): 13–20.

–– (1957): Erläuterungen zur Geologischen Karte Augsburg und Umgebung 1:50000. – S. 34–39.

Demarcq, G., R. Bellesio, J.-C. Rage, C. Guerin, P. Mein & H. Meon (1983): Donnes paleoclimatiques du Neogene de la Vallee du Rhone (France). — Palaeogeography, Palaeoclimatilogy, Palaeocology, **42**: 247—272.

Dietrich, W. O. (1927): Bemerkungen über die Gattung *Ursavus* und zu Steinheimer Raubtieren. — Cbl. Min. etc., **1927**: 332—334.

Emmons, L. H. & A. Gautier & G. Dubost (1983): Community structure of the frugivorous-folivorous forest mammals of Gabon. — J. Zool. London, **199**: 209—222.

Fraas, O. (1870): Die Fauna von Steinheim, mit Rücksicht auf die miocänen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens. — Württ. naturwiss. Jh., **26** (2/3): 145—306.

Frick, Ch. (1926): The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **56** (1): 1—119.

Gingerich, P. D. (1977): Correlation of tooth size and body size in living hominoid primates, with a note on relative brain size in *Aegyptopithecus* and *Proconsul*. — Am. J. phys. Anthropol., **47**: 395—398.

—— & B. H. Smith (1984): Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. In: W. L. Jungers (ed.): Size and scaling in primate biology. — 257—272, Plenum Press, New York.

—— & B. H. Smith & K. Rosenberg (1982): Allometric scaling on the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. — Am. J. phys. Anthrop., **58**: 81—100.

Ginsburg, L. (1955): De la subdivision du genre *Hemicyon* Lartet (Carnassier du Miocène). — Bull. Soc. Géol. France, **5**: 85—97.

—— (1961): La faune des carnivores miocènes de Sansan (Gers). — Mèm. Mus. natn. Hist. Natur., **C9**: 187 S.

—— (1966): Les Amphicyons des Phosphorites du Quercy. — Ann. Paléont., Vert., **52**: 23—44.

—— (1974): Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. — Mém. Bureau de Recherches Geol. et Min., **1** (78): 153—167.

—— (1983): Sur les modalités d'evolution du genre néogène *Pseudaelurus* Gervais (Felidae, Carnivora, Mammalia). — Colloques intern. C. N. R. S., **330**: 131—136.

Ginsburg, L. & Chr. Bulot (1982): Les carnivores du miocène de Bézian près de la Romieu (Gers, France). — Proc. konink. Nederl. Akad. Wetensch., **B85** (1): 53—76.

Ginsburg, L. & J. Huin & J.-P. Locher (1981): Les carnivores du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur Lathan (Indre-et-Loire). — Bull. Mus. natn. Hist. nat., 4e sér., **C3** (2): 183—194.

Ginsburg, L., J. Morales & D. Soria (1981): Nuevos datos los carnivoros de los Valles de Fuentidueña (Segovia). — Estudios geol., **37**: 383—415.

Ginsburg, L. & M. Telles Antunes (1968): Amphicyon giganteus, Carnassier Géant du Miocène. — Ann. Paléontologie (Vert.), **54** (1): 1—32.

Gould, S. J. (1975): On the scaling of tooth size in mammals. — Am. Zool., **15**: 351—362.

Heissig, K. (1978): Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **18**: 237—288.

Heizmann, E. P. J. (1973): Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergänzungen und Nachträge zu den Mustelidae. — Palaeontographica, Suppl.-Bd., **B8** (5): 1—95.

Helbing, H. (1927): Carnivoren aus der miocänen Molasse der Schweiz. — Eclog. Geol. Helv., **21**: 232—244.

—— (1928): Carnivoren aus dem Miocän von Ravensburg und Georgensgmünd. — Eclog. Geol. Helv., **21** (2): 377—385.

—— (1930): Zur Kenntnis der miocänen *„Mustela" zibethoides* Blainville. — Eclog. Geol. Helv., **23**: 637—644.

—— (1936): Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. A. Mustelidae. — Palaeontographica, Suppl.-Bd., **8** (5): 1—56.

Hough, J. R. (1948): The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae and Ursidae. Its significance in the phylogeny of the Carnivora. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **92** (2): 71—118.

Hunt, R. M., Jr. (1974): *Daphoenictis*, a cat-like carnivore (Mammalia, Amphicyonidae from the Oligocene of North America. — J. Paleont., **48** (5): 1030—1047.

Hürzeler, J. (1940): Sur des canidés félino des du Miocène européen (communication préliminaire). — Eclog. geol. Helv, **33** (2): 229—230.

—— (1944): Zur Revision der europäischen Hemicyoniden. — Verh. naturforsch. Ges. Basel, **55**: 131—157.

JUNG, W. (1984): Zur Frage der artlichen Selbständigkeit von *Pinus aurimontana* GREGOR. – Naturw. Zeitschr. f. Niederbayern, 30: 23–30.
KRETZOI, M. (1945): Bemerkungen über das Raubtiersystem. – Ann. Mus. nation. Hungar., 38(4): 59–83.
KURTÉN, B. (1970): The Neogene wolverine *Plesiogulo* and the origin of *Gulo* (Carnivora, Mammalia). – Acta Zool. Fenn., **131**: 1–22.
KUSS, S. E. (1965a): Über *Cynelos rugosidens vireti* n. sp. und *Hemicyon stehlini* HÜRZELER 1944 (Carnivora, Mamm.). – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **55**: 227–241.
–– (1965b): Revision der europäischen Amphicyonidae (Canidae, Carnivora, Mamm.) ausschließlich der vorstampischen Formen. – Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **1965**: 1–168.
LEGENDRE, S. (1986): Analysis of Mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. – Palaeovertebrata, **16**(4): 191–212.
LEGENDRE, S. & ROTH, C. (1988): Correlation of the lower carnassial and body weight in recent carnivores (Mammalia). – Historical Biology, **1**: 85–98.
–– & J. SUDRE (1984): La communauté de mammifères de Robiac (Eocène supérieur). – 10ᵉ Réunion annuelle Sci. Terre, Bordeaux, Soc. géol. Fr.: 352.
MAYET, L. (1908): Étude des Mammifères Miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. – Ann. Univ. Lyon, N. S., **24**: 1–336.
MEIN, P. (1958): Les Mammifères de la faune sidérolithique du Vieux-Collonges. – Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. Lyon., **5**: 1–122.
–– (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – Report on Activity of the R. C. M. N. S. Working Groups (1971–1975): 78–81.
MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (1981): Die Landschaftsgürtel der Erde. – Teubner Studienbücher Geographie, 204 S.
OBERGFELL, F. A. (1957): Vergleichende Untersuchungen an Dentitionen und Dentale altburdigaler Cerviden von Winterhof-West in Bayern und rezenter Cerviden. – Palaeontographica, A 109 (3/6): 71–166.
OLSEN, S. J. (1958): The fossil carnivore *Amphicyon intermedius* from the Thomas Farm Miocene, part I: Skull and Dentition. – Bull Mus. comp. Zool. Harvard Coll., **118**(4): 157–172.
PETTER, G. (1963): Contribution à l'étude des Mustélidés des bassins Néogène du Vallès-Penédès et de Calatayud-Teruel (Espagne orientale). – Mém. Soc. géol. France, N. S., 62 (97): 1–44.
–– (1967): Petits carnivores villafranchiens du Bed I d'Oldoway (Tanzanie). – Coll. intern. C. N. R. S., **163**: 529–538.
–– (1976): Étude d'un nouvel ensemble de petits carnivores du miocène d'Espagne. – Géol. méditerr., 3(2): 135–154.
PIA, J. (1939): ein riesiger Honigdachs (Mellivorina) aus dem Unterpliozän von Wien. – Ann Naturhist. Mus. Wien, **50**: 537–583.
PILGRIM, G. E. (1932): The fossil Carnivora of India. – Palaeont. Ind., N. S., 18: 1–232.
RABEDER, G. (1976): Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. Mit Beiträgen zur Systematik einiger Musteliden und Caniden. – Beitr. Paläont. Österr., **1**: 5–119.
RACHL, R. (1983): Die Chiroptera (Mammalia) aus den mittelmiozänen Kalken des Nördlinger Rieses (Süddeutschland). – Unveröff. Diss. Univ. München, 284 S.
RAUTENBACH, I. L. (1978): Ecological distribution of the mammals of the Transvaal (Vertebrata: Mammalia). – Ann. Transvaal Mus., **31**(10): 131–156.
RICHARD, M. (1948): Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine les gisements des mammifères tertiaires. – Mém. Soc. Géol. France, N. S., 24(52): 1–380.
ROGER, O. (1900): Wirbeltierreste aus dem Dinotheriensande der Schwäbisch-bayerischen Hochebene. Teil 3. – Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben: 55–70.
ROMAN, F. & J. VIRET (1930): Le Miocène continental de l'Armagnac et le gisement burdigalien de la Romieu (Gers). – Livre jub., Cent. Soc. Géol. France, **2**: 577–604.
–– (1934): La faune de Mammifères du burdigalien de La Romieu. – Mém. Soc. géol. France, N. S., 9(21): 1–67.
ROSENZWEIG, M. L. (1973): Evolution of the predator isocline. – Evolution, **27**: 84–94.
ROTH, C. (1987): Die Raubtierfauna der miozänen Spaltenfüllungen von Petersbuch 2 und Erkertshofen 2. Taxonomie – Stratigraphie – Ökologie. – 252 S., 155. Abb., Diss. Inst. f. Geowiss., Paläontologie, J. Gutenberg-Universität Mainz.

Roth, C. & P. Mein (1987): *Martes collongensis* n. sp. aus der miozänen Fundstelle Vieux-Collonges (Frankreich). – Mainzer geowiss. Mitt., **16**: 157–164.

Savage, D. E. & D. E. Russell (1983): Mammalian Paleofaunas of the world. – 432 S., (Addison-Wesley) London.

Schleich, H. H. (1981): Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **48**: 1–372.

–– (1984): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 2. *Chamaeleo pfeili* sp. nov. von der untermiozänen Fossilfundstelle Rauscheröd/Niederbayern (Reptilia, Sauria, Chamaeleonidae). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **24**, 97–103.

–– (1985a): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 3. Erstnachweis von Doppelschleichen *(Blanus antiquus* sp. nov.) aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands. – Münchner Geowiss. Abh., A **4**: 1–16.

–– (1985b): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien. 1. Süddeutschland. – Münchner Geowiss. Abh., A **4**: 67–149.

Schlosser, M. (1887–88): Die Affen, Lemuren, Chiropteren ... und Carnivoren des europäischen Tertiär. II. Teil. – Beitr. Paläont. Österr.-Ungarns, **7**(1): 226–386.

Schoener, T. W. (1969): Models of optimal size for solitary predators. – Amer. Naturalist, **103**(931): 277–313.

Schmidt-Kittler, N. (1976): Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens. – Palaeontographica, **A 155** (1–4): 1–131.

–– (1981): Zur Stammesgeschichte der marderverwandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora). – Eclog. Geol. Helvet., **74**(3): 753–801.

Selmeier, A. (1983): *Carapoxylom ortenburgense* n. sp. (Meliaceae) aus dem untermiozänen Ortenburger Schotter von Rauscheröd (Niederbayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 95–117.

Springhorn, R. (1977): Revision der europäischen Amphicyoniden (Carnivora, Mammalia). – Palaeontographica, A **158**: 26–113.

Stehlin, H. G. & H. Herbing (1925): Catalogue des ossements de mammifères Tertiaires de la Collection Bourgeois à l'Ecole de Pont-Levoy (Loir-et-Cher). – Bull. Soc. Hist. nat. et Anthrop. de Loir-et-Cher, **18**: 77–277.

Tedford, R. H. (1976): Relationship of Pinnipeds to other Carnivores (Mammalia). – System. zoology, **25**: 363–374.

Telles Antunes, M. (1960): Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. II Carnassiers Fissipedes. – Bull. Soc. Geol. Portugal, **13**: 269–292.

Thenius, E. (1949): Die Carnivorenfauna von Göriach (Steiermark). Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs IV. – Sitz.-ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **158**(9–10): 695–762.

–– (1956): Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des Steirischen Tertiärs VIII. – Sitz.-ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **165**(4–5): 337–382.

Valverde, J. A. (1964): Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. – Rev. Ecol. (Terre et Vie), **111**: 121–154.

Valverde, J. A. (1967): Estructura de una communidad de vertebrados terrestres. – Monogr. Estacion biol. de Doñana, **1**: 1–219.

Villata Comella, J. de & M. Crusafont Pairo (1941): Noticia preliminar sobre la fauna de carnivoros del Miocene continental del Vallés-Penedés. – Bol. v. Soc. Española Hist. nat., **39**(5): 201–208.

–– (1943): Los vertebrados del Mioceno continental de la Cuenca Vallés-Panadés (Provincia de Barcelona). I. Insect voros. – II. Carnivoros. – Bol. Inst. Geol. Min. España, **56**: 147–336.

–– (1944): Nuevos Carnivoros del Vindoboniense de la Cuenca del Vallés Penedés. – Notas comun. Inst. geol. min. España, **13**: 53–88.

Viret, J. (1933): Contribution à l'Étude des Carnassiers Miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). – Travaux Labor. Géol., **21**(18): 1–31.

–– (1951): Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). I: Chiroptères, Carnivores, Edentés pholidotes. – Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. Lyon, **3**: 1–104.

WEHRLI, H. (1938): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil VII. *Anchitherium aurelianense* CUV. von Steinheim am Albuch und seine Stellung im Rahmen der übrigen anchitherinen Pferde. – Palaeontographica., Suppl.-Bd. **8:** 1–57.

ZIEGLER, R. (1985): Talpiden (Mammalia, Insectivora) aus dem Orleanium und Astaracium Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25:** 131–175.

ZIEGLER, R. & V. FAHLBUSCH (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana, **14:** 3–80.

6. Anhang

Tab. 3: Liste der in Erkertshofen 2 geborgenen Säugetiere. Die Liste wurde zusammengestellt aus Angaben von ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986; ZIEGLER 1985; HEISSIG 1978. *Palaeogale hyaenoides* kann innerhalb der Feliformia keiner bestimmten Familie zugeordnet werden. Sie ist hier irrtümlich bei den Viverridae aufgeführt.

Marsupialia
Didelphidae
Amphiperatherium frequens aff. erkertshofense

Insectivora
Erinaceidae
Galerix symeonidisi
Talpidae
Desmanella engesseri
Palurotrichus hutchisoni
Talpa sp. 1
Talpa sp. 2
Talpini gen. et sp. indet.
Dimylidae
Plesiodimylus aff. chantrei
Cordylodon intercedens
Soricidae
Dinosorex aff. zapfei
Heterosorex neumayrianus aff. subsequens
"Sorex" dehmi

Rodentia
Sciuridae
Palaesciurus fissurae
Spermophilinus aff. bredai
Castoridae
Steneofiber aff. eseri
Eomyidae
Ligerimys aff. florancei
Cricetidae
Democricetodon aff. franconicus
Melissiodontidae
Melissiodon dominans

Lagomorpha
Ochotonidae
Prolagus schnaitheimensis
Prolagus aff. vasconiensis

Carnivora
Ursidae
Hemicyon stehlini
Hemicyonide sp.
Amphicyonidae
cf. Cynelos helbingi
Cynelos schlosseri
Pseudarctos "socialis"
Mustelidae
Ischyrictis (Laphictis) mustelinus
Ischyrictis (Hoplictis) florancei
cf. Martes munki
Felidae
cf. Pseudaelurus turnauensis
Viverridae
Semigenetta elegans
Palaeogale hyaenoides

Artiodactyla
Aceratherium sp.
Brachypotherium sp.

Perissodactyla
Anchitherium aurelianense
Taucanamo aff. sansaniense
cf. Listriodon lockharti
Lagomeryx sp.
Palaeomeryx cf. eminens
Procervulus aurelianensis
Eotragus sp.

Proboscidea
Gomphotherium cf. angustidens